

LEHRBUCH

DER

VERGLEICHENDEN

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DER

WIRBELLOSEN THIERE

VON

PROF. E. KORSCHELT UND PROF. K. HEIDER
IN MARBURG i. H. IN INNSBRUCK.

ALLGEMEINER THEIL.

ZWEITE LIEFERUNG.

ERSTE UND ZWEITE AUFLAGE.

MIT 87 ABBILDUNGEN IM TEXT.

AUSGEGEBEN IM JANUAR 1903.

JENA.
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1903.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

Inhaltsverzeichniss.

VI. Capitel.

Eireifung, Samenreifung und Befruchtung.

Anhang.

VI. Capitel.

Eireifung, Samenreifung und Befruchtung.

Das Ei ist so, wie wir es kennen lernten, nicht befruchtungs- und entwicklungsfähig, sondern hat vorher einen Reifungsprocess durchzumachen. Man darf es insofern auch nicht mit dem ausgebildeten Spermatozoon vergleichen, welches diesen Process bereits durchlaufen hat. Er vollzieht sich in den beiden letzten Theilungen, den Reifungstheilungen der Samenzellen, welche wir bei Betrachtung der Spermatogenese absichtlich unberücksichtigt liessen, um sie später im Zusammenhang mit den ausserordentlich übereinstimmend verlaufenden Reifungstheilungen der Eier zu besprechen. Die Vorgänge, um welche es sich hier handelt, spielen sich zum grösseren und wichtigeren Theil an den Kernen und besonders an deren chromatischer Substanz ab; um sie zu verstehen, ist es nöthig, die Ei- und Samenzellen in ihren Theilungen weiter zurück zu verfolgen. Es empfiehlt sich. zunächst die Vorgänge der Eireifung und im Anschluss an sie diejenigen der Samenreifung zu betrachten.

I. Die Eireifung.

1. Die Bildung und Abschnürung der Richtungskörper.

Fassen wir zunächst die gröberen Vorgänge der Eireifung in's Auge, so gehen wir am besten von einer dotterarmen, mit umfangreichem Keimbläschen versehenen Oocyte aus (Fig. 319). Während der Kern bisher sehr klar und deutlich umgrenzt war, beginnt seine Contur nunmehr undeutlich zu werden, er scheint zu verschwinden, und thatsächlich kann man während dieses Stadiums bei vielen Oocyten im lebenden Zustand überhaupt nichts und auch bei entsprechender Behandlung nur schwer etwas vom Keimbläschen wahrnehmen. Diese Auflösung des Keimbläschens, welche man früher direct als ein „Schwinden des Kerns“ ansah, bezeichnet den Uebergang in die karyokinetische Figur (Fig. 320 *A*, *B*, 321 *D*, 323 und 334 *A—E*), wie dies zuerst von Bütschli (1876) beobachtet und von O. Hertwig (1877) mit Sicherheit festgestellt wurde. Sei es, dass das Keimbläschen mit seinem gesammten Umfang in die Spindel übergeht und deren Begrenzung anfangs derjenigen des Keimbläschens entspricht (Fig. 347 *A—E* p. 593), sei es, dass sich die Spindel nur aus einem Theil des Keimbläschens herausbildet und eine ziemlich beträchtliche Parthie des letzteren neben ihr zurückbleibt oder auch angrenzende Theile des Cytoplasmas in die Bildung der Spindel einbezogen werden, — immer haben wir es mit einer typischen Kernspindel zu thun (Fig. 323—327).

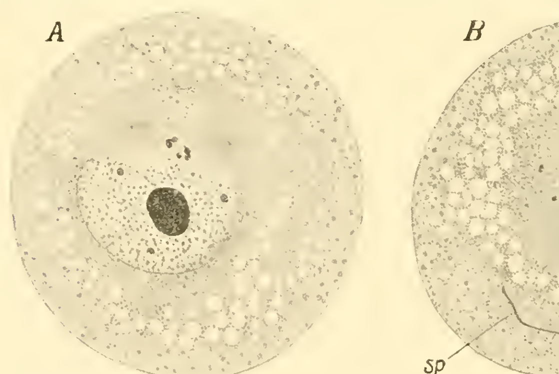
Entsprechend der angedeuteten Bildungsweise der Spindel sieht

man deren achromatischen Bestandtheile, besonders die Centrosomen und Sphären, zum Theil ausserhalb des Keimbläschen, zum Theil, wie die Spindelfasern, innerhalb desselben auftreten (Fig. 320 *A* u. 321 und Fig. 347 p. 593. Man vgl. auch die neue eingehende Untersuchung von GÉRARD [1901] an Prostheceraeus). Gewöhnlich erscheinen die beiden Strahlungen neben dem Keimbläschen, worauf dessen regelmässige Begrenzung allmälig zerstört wird und die Bildung der Spindel in der bekannten Weise erfolgt.



Fig. 319. Oocyte von Asterias glacialis im conservirten und gefärbten Zustand mit Keimbläschen und Keimfleck (Original).

Was den Ursprung der Centrosomen der 1. Richtungsspindel anbetrifft, so entstehen sie wohl ohne Zweifel durch Theilung eines Centrosomas, das im Ooplasma liegt oder nach abweichenden Angaben (GÉRARD [1901]) aus dem Kern hervorgehen soll (vgl. p. 569). Die Frage, ob dieses ein ständiges Zellorgan der Oocyten ist oder von Neuem im Ooplasma entsteht, lassen wir als in das Gebiet der Cytologie gehörig hier unbeachtet. Dagegen müssen wir die von MEAD (1898) an den Oocyten von Chaetopterus



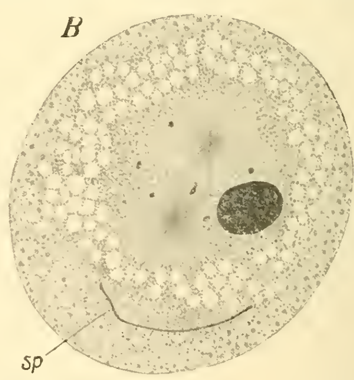


Fig. 320. Ausbildung der 1. Richtungsspindel von Myzostoma glabrum. In *A* das Keimbläschen in Auflösung begriffen, darüber die Centrosomen mit der Centralspindel, in der Nähe die Chromosomen. In *B* ist die Begrenzung des Keimbläschens schon geschwunden, die Spindel in Ausbildung begriffen, neben ihr der grosse Nucleolus, ausserdem ist ein Theil des Samenfadens (*sp*) zu sehen (nach v. KOSTANECKI).

beobachtete Erscheinung erwähnen, wonach im Ooplasma eine ganze Anzahl von Strahlencentren auftreten kann (Fig. 321 *A* u. *B*), von denen schliesslich nur noch zwei als die späteren Centrosomen und Strahlungen der 1. Richtungsspindel bestehen bleiben (Fig. 321 *C* u. *D*). Aehnliche Erscheinungen sind von WATASÉ (1894) bei Macrobdella, von GRIFFIN (1899) bei Thalassema und von KOSTANECKI (1902) bei Cerebratulus beobachtet worden, welcher letztere Forscher allerdings diese multiplen Strahlungen bei seinem Object für abnorme und pathologische Bildungen erklärt. Vielfach hat es thatsächlich den Anschein, als ob die Centro-

somen Neubildungen seien, wofür ebenfalls die bekannten Versuche MORGAN's über das Hervorrufen centrirter Strahlungen im Ooplasma der Eier verschiedener Thiere bei Anwendung schwacher Salzlösungen sprechen. Auch bei diesen Versuchen wurde eine ganze Anzahl solcher Strahlungen gebildet, von denen jedoch, wenn das Ei zur Entwicklung kommen soll, nur zwei bestehen bleiben, wie die neueren Versuche von WILSON (1901) gezeigt haben (vgl. hierzu unten p. 665).

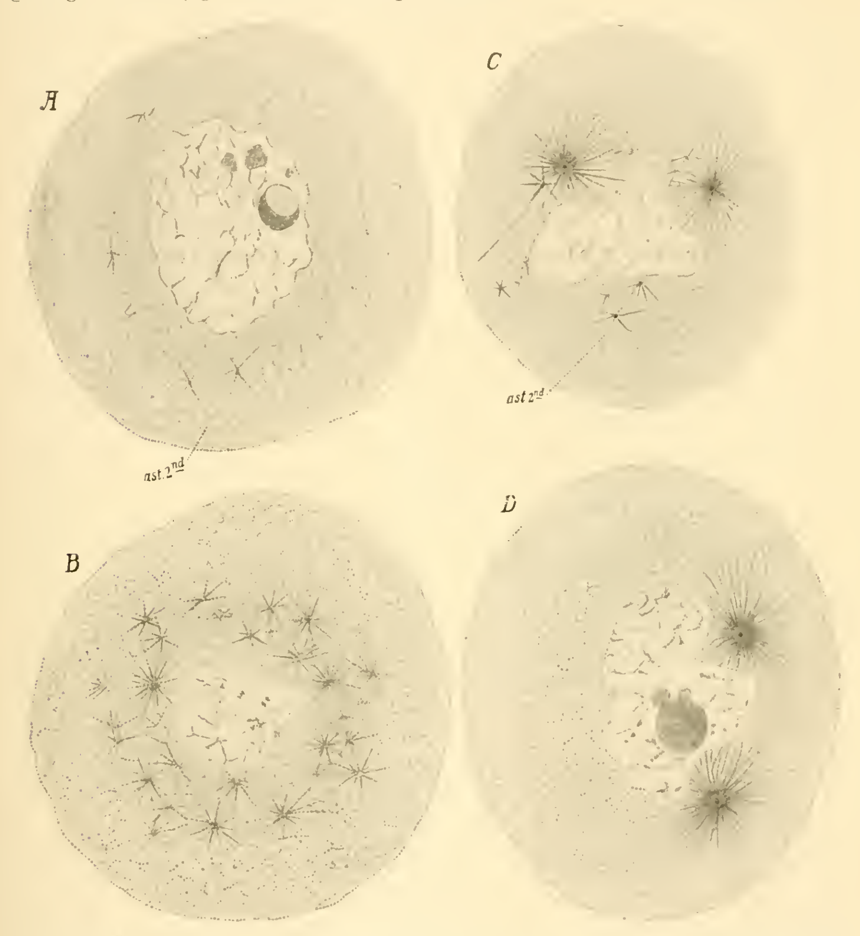


Fig. 321. Schnitte durch Chaetopterus-Eier, welche das Unregelmässigwerden der Conturen des Keimbläschens und das Auftreten der zahlreichen Strahlungen (*ast 2nd*) in dessen Umgebung zeigen (*A* u. *B*). Allmäliges Schwinden der mehrfachen Strahlungen und Zurückbleiben der beiden endgiltigen Centrosomen und Strahlungen (*C* u. *D*) nach A. D. MEAD.

Es ist von Interesse, dass auch die Reifungsspindel bei Samenzellen auf ähnlichem multipolarem Wege zu Stande kommen kann, wie dies kürzlich von MEVES (1901 u. 1902) für die zweite Reifungstheilung der sog. wurmförmigen Samenzellen von Paludina nachgewiesen wurde (Fig. 322), doch ist hier schon insofern ein Unterschied gegeben, als in diesem Fall eine Gruppe von Centrosomen bereits vorhanden ist (Fig. 354 *C*, *D* p. 604),

die durch Theilung bezw. Zerfall eines ursprünglich einheitlichen Centrosomas entstanden waren und sich später im Zellkörper vertheilen, um dann später wieder an den Spindelpolen zusammen zu treten (Fig. 354 *H*, *J*). In pflanzlichen Zellen ist die multipolare Anlage der Spindel schon früher beobachtet worden, doch sollen dort bekanntlich die Centrosomen fehlen, während deren Vorhandensein in grösserer Anzahl von MEVES für Paludina ganz ausdrücklich festgestellt wird.

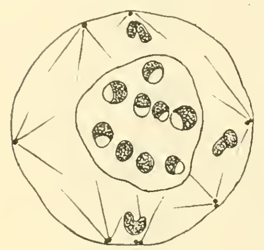


Fig. 322. Vorbereitung der Spermatocyten II. Ordn. der wurmförmigen Samenfäden von Paludina vivipara zur Theilung (nach MEVES).
Ausbildung der mehrfachen Strahlungen; in der Mitte der Kern mit den Chromosomen; in der Nähe einiger der peripher gelegenen Centrosomen ebenfalls Chromosomen (vgl. p. 604).

Ebenso wenig wie auf eine eingehende Schilderung der achromatischen Bestandtheile der ersten Richtungsspindel möchten wir uns zunächst auf eine genauere Darstellung der Herkunft der chromatischen Theile einlassen, sondern in dieser Hinsicht auf die späteren Ausführungen verweisen (vgl. p. 563 ff. u. 572 ff.); nur bezüglich eines besonders auffallenden Organs der Oocyte, nämlich des **Keimflecks**, ist hervorzuheben, dass wie schon früher (O. HERTWIG, O. SCHULTZE u. A.), so auch neuerdings wieder eine Betheiligung der Nucleolensubstanz am Aufbau der Chromatinbildungen vermuthet bezw. mehr oder weniger bestimmt angenommen wurde (GARDINER [1898], FICK [1899], CARNOY u. LEBRUN [1899 u. 1900], M. HARTMANN [1902]). Jedenfalls ist es sehr auffällig, dass die Nucleolen in vielen Fällen gerade dann zur Auflösung gelangen, wenn die Neugestaltung des Chromatins und dessen Ausbildung zu den Chromosomen beginnt. Ganz besondere Aufmerksamkeit schenkten CARNOY u. LEBRUN (1900) bei ihren Untersuchungen über die Eireifung der Amphibien der Frage, ob eine Antheilnahme der hier so zahlreich vorhandenen Nucleolen an der Bildung der Chromosomen stattfände, und beantworteten dieselbe im bejahenden Sinn, während H. KING (1902) an ähnlichen Objecten zu dem Resultat gelangte, dass die Nucleolen eine solche Rolle nicht spielen könnten, sondern einfach später der Resorption im Cytoplasma verfielen. Aehnlich lauten für ganz andere Objecte (Ostracodeneier) die Angaben von WOLTERECK (1898), der die Nucleolen in Anlehnung an die von HÄCKER vertretene Anschauung als Stoffwechselproducte auffasst.

Die Anschauungen über die Bedeutung der Nucleolen und ihre Beziehungen zum Chromatin sind also auch bei den Reifungstheilungen recht schwankende. Bei dem sehr bedeutenden Umfang, welchen die Nucleolen in den Oocyten mancher Thiere erlangen (Fig. 320, Fig. 116 p. 254, Fig. 200 p. 346), liegt die Vermuthung einer Verwendung ihrer Substanz in der angedeuteten Weise jedenfalls sehr nahe. Ein recht instructives Beispiel für die bedeutende Grössenzunahme des Nucleolus bieten die Oocyten von Ophryotrocha puerilis, bei welchen der Keimfleck so weit heranwächst, bis er etwa die Hälfte des ganzen Keimbläscheninhalts ausmacht, und dann gleichzeitig mit der Ausbildung der Chromosomen einer allmäligen Auflösung verfällt. Hierzu ist freilich zu bemerken, dass in anderen Fällen (vgl. oben p. 253) auch nach vollzogenem Aufbau der Spindel der Keimfleck noch neben derselben vorhanden ist, zuweilen anscheinend noch ziemlich unversehrt (Fig. 320 *A* u. *B*), in anderen Fällen da-

gegen vacuolisirt oder ausgehöhlt (Fig. 323). Hier scheint also, wenigstens in dem ersteren Fall, eine Antheilnahme der Nucleolen am Aufbau des Chromatins nicht stattzufinden, während allerdings das Schwinden eines Theiles der Nucleolensubstanz im letzteren Fall eine solche Betheiligung zum Mindesten als möglich erscheinen lässt.

Hierzu sei bemerkt, dass M. Hartmann (1902) neuerdings diese letztere Annahme sehr energisch vertritt, wie er überhaupt während der Wachsthumsperiode des Eis (von Asterias) die chromatische Substanz im Nucleolus enthalten sein und die Chromosomen ziemlich direct aus ihm hervorgehen lässt. Eine ähnliche Auffassung äussert auch Goldschmidt (1902) für Polystoma integerrimum, während Halkin (1901) bei derselben Form die Chromosomen nur vom Kerngerüst herleitet. Hierbei ist übrigens in Betracht zu ziehen, dass die Nucleolen an und für sich verschiedener Natur sind; so lässt Wilson (1901) bei Echinideneiern die Chromosomen entweder aus einem (Chromatin-)Nucleolus oder aber aus dem chromatischen Reticulum des Kerns gebildet werden, in welchem letzteren Fall der (echte) Nucleolus von diesem Vorgang unberührt bleibt. Ueberhaupt ist bei allen diesen Angaben zu berücksichtigen, dass die schlechthin als Nucleolen bezeichneten Gebilde recht verschiedenartiger Natur sein können, worauf übrigens auch zum Theil von einzelnen Autoren Rücksicht genommen wird.



Fig. 323. Oocyte von Limax maximus mit der 1. Richtungsspindel und dem daneben liegenden ausgehöhlten Keimfleck (Schnitt) nach P. Obst.

Die besprochenen Veränderungen des Keimbläschens können sich inmitten des Eis vollziehen, und man findet dann in diesem eine recht umfangreiche Spindel vor (Fig. 320 *B*, 323, 324 *A* u. 325 *A*), doch kann das central gelegene Keimbläschen sich unter Umständen auch schon vorher an die Peripherie begeben, um erst hier seine Umwandlung zur Spindel durchzumachen, wie man dies z. B. an den dotterarmen Eiern der Echinodermen beobachtet. Diese Lageveränderung scheint sich in Folge einer activen Beweglichkeit des Keimbläschens zu vollziehen (R. Fick [1899]), was insofern nicht überrascht, als wir ja schon früher seine Fähigkeit kennen lernten, amöboide Fortsätze auszusenden und seine Lage innerhalb des Eis zu verändern (vgl. Cap. IV, Fig. 217 u. 218, p. 360). Schwieriger ist die Ortsveränderung zu erklären, wenn sie erst nach der Umwandlung des Kerns in die Spindel erfolgt, wie dies häufig vorkommt, um nur einige Fälle zu nennen, bei Gastropoden (Fig. 323, 364 u. 374), Myzostoma (Fig. 320), Ophryotrocha (Fig. 324), bei Polycladen (nach van der Stricht, van Name), Nereis (nach Wilson), Ciona (nach Golski) u. a. Es dürfte hierbei eine active Antheilnahme des

Ooplasmas in Betracht kommen und dessen strahlige Anordnung, wie wir sie von den Polen der Richtungsspindel ausgehen sehen, eine Rolle spielen.



Fig. 324. 1. Richtungsspindel von Ophryotrocha puerilis in centraler und peripherer Lagerung, im letzteren Falle stark verkürzt (Original).

sp Spermakern bald nach dem Eindringen des Samenfadens.

Mit der Verlagerung pflegt eine sehr erhebliche Verkürzung der Spindel Hand in Hand zu gehen, und während sie sich erst über einen beträchtlichen Theil der Oocyte erstreckte, sieht man sie jetzt als ein wenig ansehnliches Gebilde in radiärer Stellung dicht an der Peripherie liegen (Fig. 324 *A—C*). Unter Umständen, so bei Polystoma (nach HALKIN u. GOLDSCHMIDT), behält die Richtungsspindel auch während der Theilung noch ihre enorme Grösse (Fig. 325 *A* u. *B*).

Zuweilen entsteht an der Stelle, an welcher der äussere Spindelpol die Oberfläche des Eis berührt, zunächst eine trichterförmige Einsenkung der letzteren (so bei Aplysia nach BOCHENEK); später sieht man im Gegentheil an dieser Stelle das Protoplasma sich vorwölben.

Während bei manchen Thierformen die Bildung der 1. Richtungsspindel und die sich daran anschliessenden Vorgänge rasch verlaufen, verharren die Eier anderer Thiere längere Zeit im Stadium der 1. Richtungsspindel, und wie bei einer Reihe von Thieren der Anstoss zum Beginn der Reifungstheilung des Eis und zur Umwandlung des Keimbläschens in die Richtungsspindel erst durch das Eindringen des Spermatozoons gegeben wird, so ist in diesem Fall der Fortgang des ganzen Processes durch dieses Moment bedingt. Bei Ophryotrocha z. B. sieht man die Eier im Stadium der central gelegenen 1. Richtungsspindel (Fig. 324 *A*) lange Zeit in der Leibeshöhle der Mutter liegen, bis eine günstige Gelegenheit für die Eiablage gefunden wird und dann mit dem Eindringen des Spermatozoons die weiteren Vorgänge der Eireifung ablaufen. Aehnlich scheint sich nach SMALLWOOD'S Darstellung Bulla zu verhalten, während bei Eustylochus und Planocera (nach VAN NAME), um noch ein Beispiel zu nennen, sowie auch bei anderen Formen das Spermatozoon zur Zeit der Umbildung des Keimbläschens eindringt und der Anschein ganz dafür spricht, dass es diese veranlasst (vgl. hierzu p. 630 ff.).

Die Stelle, an welcher sich die aus dem Keimbläschen hervorgegangene 1. Richtungsspindel befindet, entspricht in der Regel dem animalen Pol der Oocyte; an dieser selben Stelle pflegt späterhin die erste Furche aufzutreten (Fig. 329* u. 329 p. 550), und indem die hier liegenden „Richtungskörper“ somit Beginn und Richtung der Furchung bezeichnen, hat man sie mit diesem Namen belegt (FRITZ MÜLLER). Die betreffende Stelle ist durch das Zurücktreten des Dotters und Ueberwiegen der plasmatischen Substanz ausgezeichnet, so dass sie also schon vorher bestimmt erscheint; zuweilen liegt auch das Keimbläschen bereits etwas excentrisch im Ei und dem Ort der späteren Richtungskörperbildung genähert.

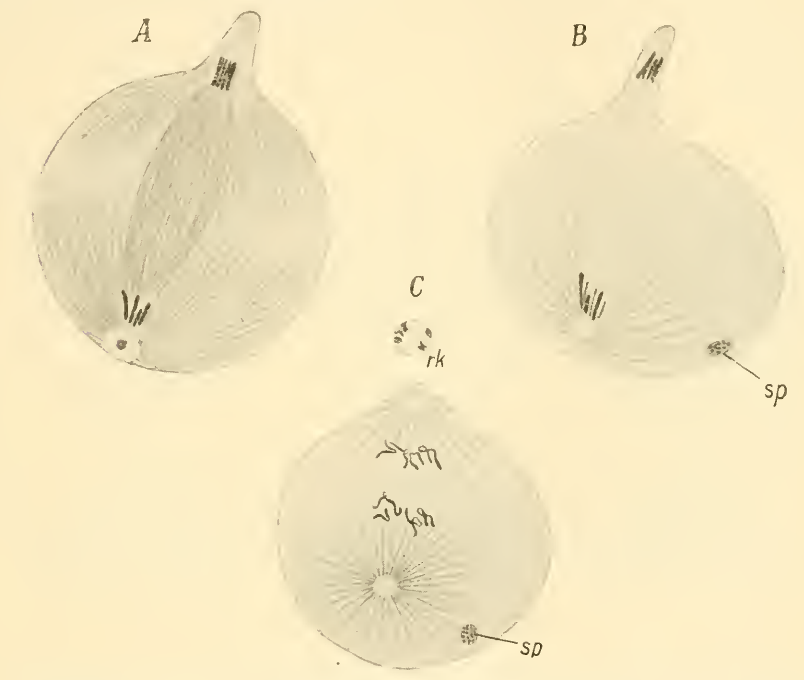


Fig. 325. Ei von Polystoma integerrimum mit der 1. (*A* u. *B*) und 2. Richtungsspindel (*C*) nach GOLDSCHMIDT.
rk der erste Richtungskörper, *sp* Spermakern.

Der Ort der Richtungskörperbildung pflegt ein so fest bestimmter zu sein, dass man vielfach noch in späteren Entwicklungsstadien aus ihrer Lage den animalen Pol des Eis feststellen kann. Einen besonders instructiven Fall, in welchem die Richtungskörper stets an derselben Stelle und genau am animalen Pol gebildet werden, beschrieb BOVERI (1901) kürzlich von Strongylocentrotus lividus. Ausser dem schon früher (p. 260) erwähnten Pigmentring sind die Eier dieses Seeigels durch den Besitz eines Canals in der Gallerthülle ausgezeichnet. Die Lage dieses Canals entspricht dem animalen Pol, und in ihn hinein erfolgt die Abstossung der Richtungskörper (Fig. 383* *A* u. *B*, p. 673).

Ausnahmen von der Regel, dass die Richtungskörper am animalen Pol abgegeben werden, scheinen immerhin vorzukommen; so erfolgt ihre Abschnürung bei Ciona nach CASTLE an dem dotterreichen Pol des Eis,

welcher zwar der späteren Dorsalseite entsprechen soll, aber doch das Entoderm liefert; die protoplasmatische Hälfte des Eis hingegen wird zur Ventralseite (Castle [1896]). Somit würde die Lage der Richtungskörper hier von dem gewöhnlichen Verhalten abweichen; gewisse, wenn auch nicht so weit gehende Differenzen hinsichtlich des Orts der Richtungskörperbildung kommen auch bei anderen Thieren vor, z. B. bei den Copepoden (nach Häcker) und sehr häufig bei den Insecten, sowie bei Wirbelthieren, bei denen die Richtungsspindel in ziemlicher Entfernung vom animalen Pol der Oocyte liegen kann (Fig. 398 *A—C* p. 693, sowie Fig. 328 p. 548).

Die Bildung der Richtungskörper erfolgt auf die Weise, dass über der Spindel hügelförmig eine Vorwölbung des Ooplasmas entsteht und in diese der periphere Theil der 1. Richtungsspindel eintritt (Fig. 326, *B* u. *C*). Unterdessen ist die Theilung der Aequatorialplatte in die beiden Tochterplatten erfolgt, und ihr schliesst sich als-



Fig. 326. Bildung der Richtungskörper in schematischer Darstellung.
A Keimbläschen mit Chromosomen und Centrosomen, *B* u. *C* erste Richtungsspindel, *D* 1. Richtungskörper und 2. Richtungsspindel, *E* 2. Richtungsspindel und Theilung des ersten Richtungskörpers, *F* Ei mit dem Eikern und den 3 Richtungskörpern.

bald diejenige der Oocyte selbst an. Wir haben also eine mitotische Theilung vor uns, welche zur Bildung zweier an Umfang höchst verschiedener Zellen, der Eimutterzelle (Oocyte II. Ordnung) und des 1. Richtungskörpers, führt (Bütschli, Giard, O. Hertwig). Der Grössenunterschied der beiden Zellen ist naturgemäss dann noch weit auffallender, wenn es sich um grosse, dotterreiche Eier, wie die mancher Arthropoden, Cephalopoden und Vertebraten, handelt (Fig. 328).

Die beiden Zellen machen alsbald eine abermalige Theilung durch, und zwar auffallender Weise indem ihr Kern nicht, wie bei der gewöhnlichen Zelltheilung vorher wieder in das Ruhestadium zurückkehrt, sondern die chromatischen Bestandtheile der beiden früheren Tochterplatten sich ohne Weiteres wieder zur Aequatorialplatte einer neuen Spindel, der 2. Richtungsspindel und der Theilungs-

spindel des 1. Richtungskörpers, formieren (Fig. 326 *C* u. *D*. 327 *A* u. *B*, 331 *A* u. *B*, 334 *F*—*L*, p. 564.

Ganz ähnlich wie die des ersten verläuft die Bildung des zweiten Richtungskörpers unter Vorwölben und Abtrennen einer wenig umfangreichen Parthie des Ooplasmas (Fig. 326 *E* u. *F*. 327 *A* u. *B*). Nachdem das 2. Richtungskörperchen abgeschnürt ist, kehrt der im Ei verbleibende Theil des Kerns in die Ruhe zurück; wir bezeichnen ihn jetzt mit E. VAN BENEDEN u. O. HERTWIG als **weiblichen Vorkern** oder **Eikern** (Fig. 326 *F*, 327 *C*, 363 *A* u. 364 *B* p. 637, 374 *D*. *E* p. 648.

Indem auch der 1. Richtungskörper sich auf entsprechende Weise theilte (Fig. 326 *E* u. *F*, 327 *A*—*C*, 379 u. 395 *A*), sind jetzt in Folge des Reifungsvorgangs drei kleine Zellen (die drei Richtungskörper) und

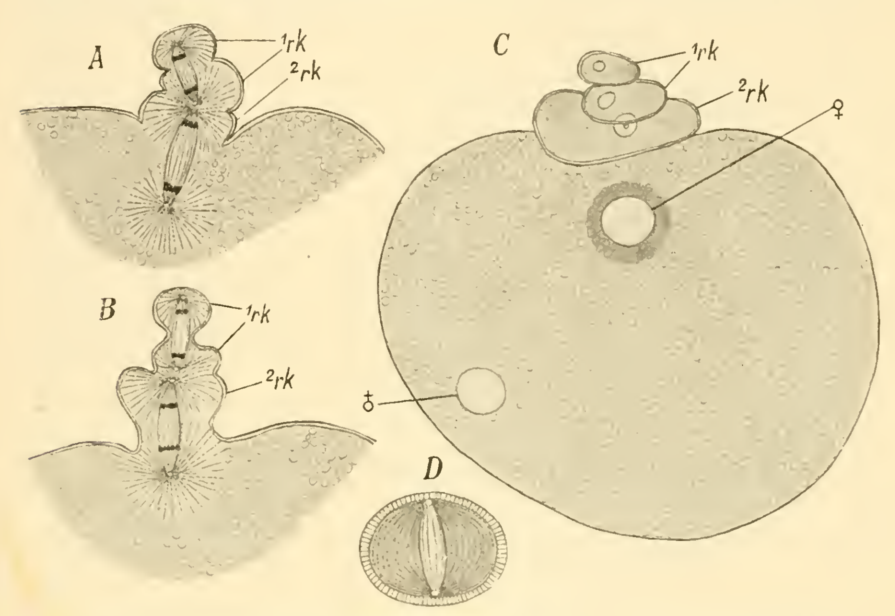


Fig. 327. Richtungskörperbildung von Amphorina coerulea nach TRINCHESE. *A* u. *B* die beiden Reifungstheilungen, aussen die Theilungsspindel des 1. Richtungskörpers, innen die 2. Richtungsspindel, *C* das Ei mit den Theilproducten des 1. Richtungskörpers (1. *rk*), dem 2. Richtungskörper (2. *rk*), sowie im Innern mit Ei- und Spermakern (♀ u. ♂), *D* der 2. Richtungskörper mit der von TRINCHESE beschriebenen karyokinetischen Figur im Innnern und umgeben von einer Membran, die von Poren durchsetzt ist.

eine grosse, die definitive Eizelle, entstanden, welche letztere nunmehr befruchtungsfähig ist. Ihr kommt die Hauptbedeutung zu, indem sie sich mit der männlichen Zelle zur Bildung des neuen Organismus vereinigt, während die Richtungskörper hierfür wie für die weitere Entwicklung keine Bedeutung beanspruchen; allem Anschein nach sind sie functionslos und gehen bald zu Grunde. Gewöhnlich lösen sie sich später da, wo sie entstanden, von der Eioberfläche ab, und man sieht sie hier zunächst noch zwischen dieser und der Eihülle liegen, bis sie allmälig zerfallen und aufgelöst werden.

Die Eireifung stellt somit eine zweimalige, unter recht eigenartigen Umständen (Ausfall des Ruhestadiums der Kerne, differente

Grösse der entstehenden Zellen) verlaufende Zelltheilung dar. Die Richtungskörper bestehen aus Cytoplasma und Zellkern (Fig. 326 *D*—*F*), sind also echte Zellen. Uebrigens findet die Bildung von drei Richtungskörpern, welche man als das Normale ansehen darf, durchaus nicht bei allen Eiern statt, indem die Theilung des 1. Richtungskörpers vielfach unterbleibt, was schon desshalb nicht überraschen kann, weil ihr eine functionelle Bedeutung nicht mehr zukommt. Nur ein Richtungskörper wird im Allgemeinen von den auf parthenogenetischem Wege sich entwickelnden Eiern gebildet, von welchem Verhalten noch später die Rede sein wird (vgl. p. 613 ff.).

Man hat auch sonst, d. h. bei nicht parthenogenetischen Eiern, von der Bildung nur eines Richtungskörpers normaler Weise gesprochen, besonders bei Säugethieren (TAFANI, SOBOTTA), obwohl bei denselben Objecten ausserdem die normale Zahl von zwei bezw. drei Richtungskörpern beobachtet wurde. Es sind dies Beobachtungen, welche ebenso wie die im Folgenden erwähnten einer weiteren Untersuchung bedürfen. Wiederholt ist nämlich auch von einer Theilung des 2. Richtungskörpers die Rede gewesen, die von vornherein nicht als wahrscheinlich gelten kann, da sie der Theilung der Eizelle (Furchung) gleich zu setzen wäre, dann aber kein Grund für die völlige Trennung beider Hälften vorläge, wie sie beschrieben wird.



Fig. 328. Ei von Petromyzon fluviatilis mit der 2. Richtungsspindel, darüber in einer Einsenkung der Oberfläche der 1. Richtungskörper zwischen der Eioberfläche und der inneren Eihaut. Am animalen Pol eine sichelförmige, feine Plasmaanhäufung (nach HERFORT).

Die Theilung des 2. Richtungskörpers auf mitotischem Wege und die vollständige Trennung der beiden Theilstücke beschrieb TRINCHESE für Amphorina (Fig. 327 *D*), so dass also am Ei dieses Opisthobranchiers unter Umständen vier Richtungskörper neben einander vorhanden wären, wie dies von TRINCHESE auch abgebildet wurde (1880, Taf. I Fig. 13 u. 14). Soviel wir sehen können, sind die Angaben über die Theilung des 2. Richtungskörpers wenig verlässlich. Eine solche wurde auch von NUSSBAUM für Cirripedien kurz notirt (1889) und von ERLANGER und LAUTERBORN (1897) bei Rotatorien als möglich bezeichnet. BLOCHMANN's Angabe von der Theilung des 2. Richtungskörpers bei der Biene hat seither eine andere Deutung erfahren (PAULCKE [1899], PETRUNKEWITSCH [1901]).

Nur ein Richtungskörper soll nach der Angabe von KULAGIN (1898)

bei Eiern von Spermophilus und verschiedenen Insecten gebildet werden, die längere Zeit gehungert hatten.

Bei den die Eireifung bewirkenden Theilungen spielt das Verhalten der Kerne eine wichtige Rolle, wie dies noch genauer darzustellen sein wird. Man hat desshalb ein besonderes Gewicht auf die an den Kernen sich abspielenden Vorgänge gelegt, aber doch auch das Ooplasma nicht ganz aus dem Auge gelassen, und DELAGE (1901) spricht direct von einer „Reifung des Cytoplasmas", indem er sich auf die Untersuchungen über die Besamung kernloser Bruchstücke von Echinodermeneiern stützt. Mit diesen gelingen die Versuche nach seinen Beobachtungen nur dann, wenn sie von gereiften Eiern stammen, während in die Bruchstücke von unreifen Eiern die sie in Menge umschwärmenden Spermatozoen nicht einmal eindringen sollen. DELAGE stellt sich diese Reifung des Ooplasmas so vor, dass mit dem oben beschriebenen Schwinden der Keimbläschenmembran (Fig. 320 u. 321) der Kernsaft das Ooplasma durchdringt und dieses somit eine Substanz erhält, die ihm vor der Reifung fehlte. Vielleicht könnte aber auch die andersartige und bestimmt gerichtete Anordnung der Theilchen des Ooplasmas, wie sie mit dem Auftreten der Richtungsspindel und ihrer Strahlungen verbunden ist, die „Reifung des Ooplasmas" mit sich bringen, indem sie erst die für die Ausführung der Befruchtung nöthigen Bewegungen der Geschlechtskerne und ihrer Centrosomen im Ooplasma ermöglicht, welche Anschauung in etwas anderer Form auch schon früher geäussert wurde (v. KOSTANECKI u. WIERZEJSKI [1896]).

Zu dieser Auffassung von der Reifung des Ooplasmas muss freilich bemerkt werden, dass ein Eindringen von Spermatozoen in unreife Eier häufig beobachtet wurde (man vgl. auch die Angaben von IWANZOFF [1898] p. 696), dass dieses aber zu Polyspermie führt, indem das unreife Ei gegen das Eindringen mehrerer Spermatozoen noch nicht geschützt ist und in Folge dessen eine normale Befruchtung bezw. weitere Entwicklung nicht stattfindet (p. 692). Derartig fasst übrigens auch H. WINKLER (1901) in einer kürzlich erschienenen Arbeit diese Verhältnisse auf.

2. Das weitere Verhalten der Richtungskörper und ihre Bedeutung.

Das Verhältniss der Richtungskörper zum Ei bezw. Embryo ist ein recht verschiedenes; schon ihre Grösse ist sehr different; abgesehen von ihrem im Vergleich zum ganzen Ei sehr geringen Umfang bei dotterreichen Eiern (Fig. 328) können sie auch bei ziemlich dotterarmen Eiern sehr zurücktreten, während sie bei anderen recht umfangreich sind. Wir stellen, um irgend ein Beispiel herauszugreifen, das Ei eines Anneliden demjenigen der Maus gegenüber, welche durch den Besitz relativ grosser Richtungskörper ausgezeichnet ist (Fig. 329 u. 329*). Gelegentlich, jedoch nur ganz ausnahmsweise wachsen die Richtungskörper oder doch einer derselben bedeutend heran (Fig. 332), wovon weiter unten noch die Rede sein soll. Auch ihre Dauer ist eine sehr verschiedene; zuweilen lösen sie sich schon bald vom Ei ab und werden noch hier und da zwischen dessen Oberfläche und der Eihaut beobachtet, um allmälig zu verschwinden; in anderen Fällen bewahren sie längere Zeit ihre frühere Lage und bezeichnen noch immer den animalen Pol des

Embryos, wenn dieser schon weit in der Furchung vorgeschritten oder auch bereits zur Ausbildung seiner definitiven oder Larvengestalt übergegangen ist, wie man dies z. B. bei manchen Anneliden und Mollusken beobachten kann. Aber auch in solchen Fällen ist von einer besonderen Function der Richtungskörper nichts wahrzunehmen; immerhin hat man gelegentlich gewisse Veränderungen an den Richtungskörpern feststellen können, die nicht ohne Weiteres mit ihrer späteren Degeneration in Beziehung stehen: doch scheinen diese wenigen Ausnahmen im Ganzen nur die Regel zu bestätigen, dass die Richtungskörper als functionslose Zellen dem Untergang verfallen sind. Einer der erwähnten Fälle bezieht sich auf Limax, an dessen Eiern Kofoid (1895) eine Flüssigkeitsaufnahme von Seiten der Richtungskörper und ein Anschwellen derselben zu bedeutendem Umfang beobachtete, worauf nach Abgabe der Flüssigkeit wieder ein Herabsinken auf den normalen Umfang erfolgte. Eine solche Flüssigkeitsaufnahme, die mit der Bildung von Hohlräumen verbunden ist, zeigt auch das Ei selbst, und Meisenheimer (1896) stellte eine ganz ähnliche Verbindung zwischen Richtungskörper und Ei fest, wie sie in Folge dieses Vorgangs (der Flüssigkeitsaufnahme) auch zwischen den einzelnen Blastomeren eintritt. Es scheint also, als ob jenes Anschwellen und Zusammenfallen des Richtungskörpers nicht ausschliesslich mit dessen Degeneration zusammenhinge.

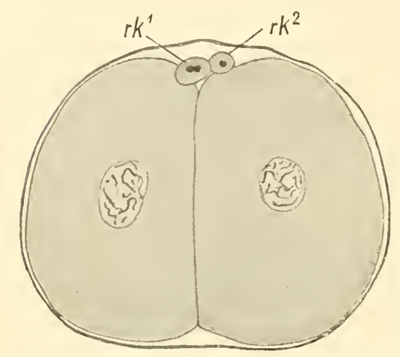


Fig. 329. Zweizelliges Furchungsstadium von Ophryotrocha puerilis mit dem 1. und 2. Richtungskörper (Original).

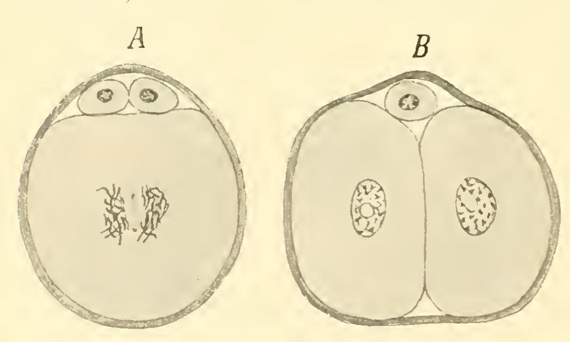


Fig. 329*. *A* Ei mit dem Furchungskern und den beiden Richtungskörpern, *B* zweizelliges Furchungsstadium mit einem Richtungskörper von Mus musculus nach Sobotta.

Ganz andersartige Erscheinungen hat man an den Richtungskörpern der Eier von Echinodermen und Nemertinen beobachtet; an ihnen wurde nicht nur ein relativ langes Erhaltenbleiben der Richtungskörper, sondern auch insofern ein eigenthümliches Verhalten derselben festgestellt, als ihr Cytoplasma sich in kürzere und längere Fäden auszieht (G. F. Andrews [1897] und E. A. Andrews 1898 u. 99), welche Eigenschaft in ganz ähnlicher Weise auch den Furchungszellen der betreffenden Eier zukommen soll (Fig. 330 *A*). Schon bald nach seiner Bildung sendet der 1. Richtungskörper kurze, pseudopodienartige Fäden aus (Fig. 330 *B*), und ähnlich verhält sich der 2. Richtungskörper, welcher sich sodann etwas in

die Länge streckt und eine spindelförmige Gestalt annimmt (Fig. 330 *D*); gleichzeitig wird die Activität der beiden Richtungskörper eine grössere, was sich im Aussenden immer längerer Fortsätze zu erkennen gibt (Fig. 330 *A*, *D* u. *E*). Kürzere, pseudopodienartig im ganzen Umkreis der Richtungskörper ausstrahlende, wie auch einzelne, lang ausgestreckte Protoplasmafortsätze beobachtete auch schon TRINCHESE (1880) an den Richtungskörpern von Opisthobranchiern (Amphorina).

Wenn wir dieser gewissen Activität der Richtungskörper, wie sie sich in dem Aussenden der Cytoplasmafortsätze äussert,

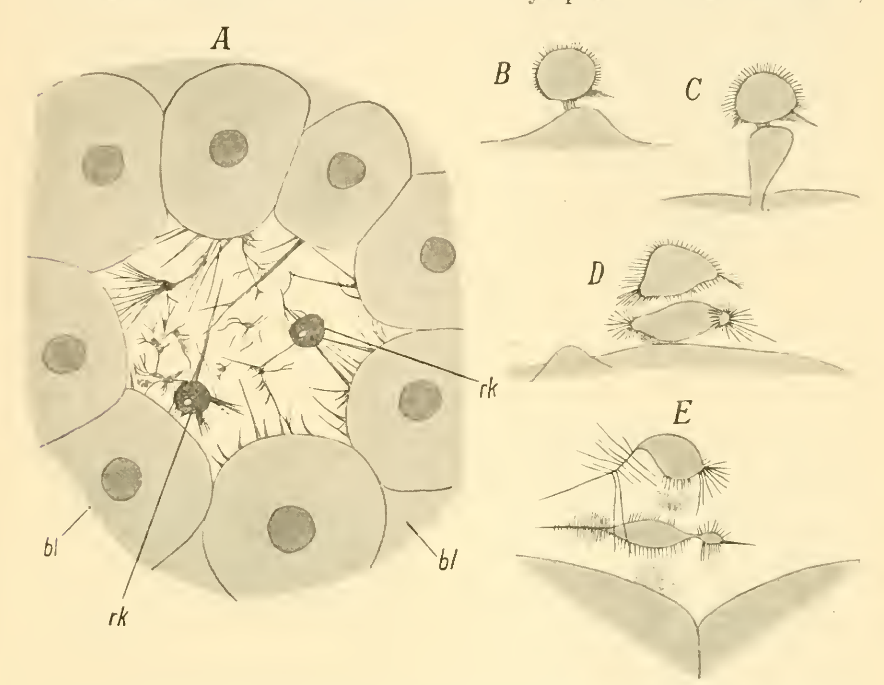


Fig. 330. *A* animaler Pol eines gefurchten Seesterneis mit den beiden Richtungskörpern (*rk*) in dem von den Blastomeren (*bl*) umgebenen freien Raum; Blastomeren und Richtungskörper mit Cytoplasmafortsätzen, *B*—*E* Bildung der mit Cytoplasmafortsätzen versehenen Richtungskörper von Cerebratulus lacteus nach ANDREWS.

auch nicht die grosse Bedeutung zuschreiben können, wie die genannten Autoren dies thun, so wollten wir die eigenartige Erscheinung immerhin nicht unerwähnt lassen. Welche Bedeutung ihr zukommt, und ob diese für die Auffassung der Richtungskörper irgendwie wesentlich ist, lassen wir dahingestellt sein.

Andere Umwandlungen, welche die Richtungskörper erleiden können, stehen durchaus im Einklang mit ihrer Natur als degenerirende Zellen; so beobachtete V. HÄCKER (1895) bei Canthocamptus das Zusammenfliessen der drei Richtungskörper zu einem ziemlich umfangreichen, stark färbbaren Gebilde, welches nachträglich wieder vom Ooplasma aufgenommen wird. Auch bei anderen Copepoden konnte HÄCKER (1895) ein Verschmelzen der Richtungskörper mit dem Ooplasma wahrnehmen; so wird bei Cyclops der zweite Richtungskörper regelmässig wieder

in das Ei aufgenommen. Ein ganz ähnlicher Vorgang findet nach der Angabe von Kr. Bonnevie (1901) auch bei den Nematoden (Ascaris lumbricoides) statt.

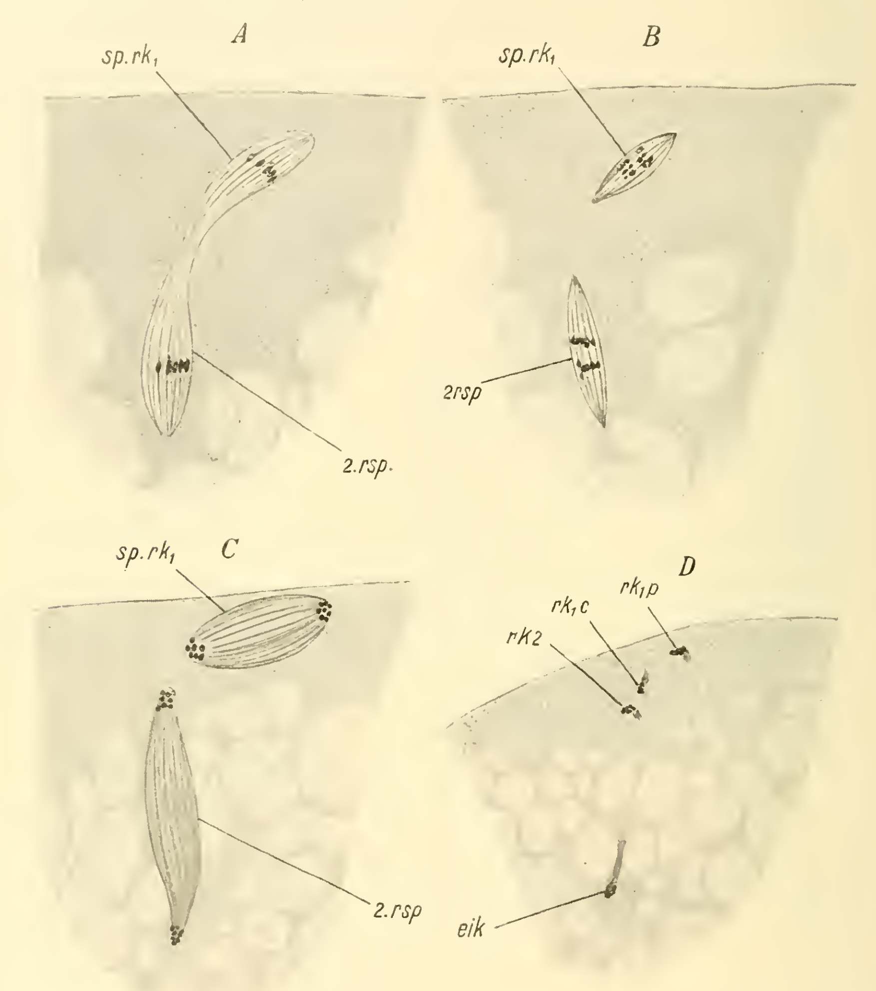


Fig. 331. Die Reifungstheilungen im Drohnenei von Apis mellifica (nach Petrunkewitsch).

A die 1. Richtungsspindel im Uebergang zur Bildung der beiden 2. Reifungsspindeln, *B* u. *C* nach innen zu die 2. Richtungsspindel, an der Peripherie die Spindel, welche die Theilung des 1. Richtungskörpers bewirkt, *B* Metakinese-, *C* Dyaster-Stadium, *D* nach vollzogener Theilung.

2. *rsp* 2. Richtungsspindel, *sp.* rk_1 Spindel des 1. Richtungskörpers, rk_2 2. Richtungskörper, rk_1c centraler, rk_1p peripherer Theil des 1. Richtungskörpers, *eik* Eikern, erst im Entstehen begriffen (Tochterplatte der 2. Richtungsspindel).

Während in den letztgenannten Fällen die Richtungskörper zu völliger Ausbildung gelangen und erst nachträglich wieder mit dem Protoplasma des Eis oder demjenigen einzelner Furchungszellen verschmelzen, kann ihre Ausbildung bei anderen Formen ganz

unterdrückt werden. So beobachtete BOVERI (1887) bei Ascaris meg., dass gelegentlich die I. Reifungstheilung infolge einer schrägen oder tangentialen Lage der Spindel nicht zur Abschnürung eines Richtungskörpers führt, sondern dieser im Ei einbehalten wird, welches sich im Uebrigen normal weiter entwickeln dürfte.

Das Unterbleiben des Ausstossens der Richtungskörper bildet in manchen Insecteneiern die Regel. Nach den Beobachtungen, welche von BLOCHMANN (1886—89), PLATNER (1888—89), HENKING (1892) und PETRUNKEWITSCH (1901) an den Eiern von Dipteren, Lepidopteren, und besonders von Hymenopteren gemacht wurden, gehen zwar die beiden Reifungstheilungen in der bekannten Weise vor sich (Fig. 331 *A—C*), aber die drei kleinen Zellen, welche sonst als Producte dieser Theilungen entstehen (Fig. 326 *D—F*), gelangen hier nicht zur Sonderung. Die Spindeln liegen zwar an der Peripherie des Eikörpers (Fig. 331 *A—C*), vermögen jedoch keine Parthie desselben abzutrennen; vielmehr bleiben die durch die beiden Reifungstheilungen entstandenen Kerne im Ooplasma liegen (Fig. 331 *D*). Hier werden sie wohl allmälig resorbirt, wie man bisher annahm, während nach den neuen Angaben von PETRUNKEWITSCH allerdings noch eine wiederholte Theilung dieser Kerne stattfinden soll.

Der Vorgang hat hier in so fern etwas noch mehr Rudimentäres an sich, als eine Abschnürung der Richtungszellen überhaupt nicht mehr stattfindet; trotzdem bleibt aber die zweite Reifungstheilung noch am 1. Richtungskörper erhalten (Fig. 331 *B—D*); übrigens ist das Typische der Reifungstheilungen hier besonders deutlich dadurch ausgeprägt, dass die zweiten Reifungsspindeln direct aus der ersten hervorgehen (Fig. 331 *A*), das Nichtzurückkehren in die Ruhe also sehr klar hervortritt.

Wenn die Angaben von PETRUNKEWITSCH sich als richtig erweisen sollten und bei der Biene thatsächlich die Richtungskörper nicht im Ooplasma zu Grunde gehen, sondern vielmehr noch eine mehrfache Theilung erfahren und jene Zellgruppe liefern, welche in der weiteren Entwicklung als Anlage der Keimdrüsen eine grosse Wichtigkeit erlangen soll, so würde dadurch die Bedeutung der Richtungskörper (wenigstens für den betr. Fall) eine ganz andere werden, und von einem rudimentären Vorgang in dem bisherigen Sinne könnte dann nicht mehr ausschliesslich die Rede sein. Einstweilen handelt es sich jedoch nicht um einen Beweis, sondern nur mehr um eine Vermuthung, so dass von einer Discussion dieser Frage zunächst abgesehen werden kann.

Die Bedeutung der Richtungskörper wurde schon verschiedentlich berührt, doch muss noch etwas genauer auf sie eingegangen werden, wobei allerdings von vorn herein zu betonen ist, dass sie mit anderen Fragen, wie mit der Samenreifung, der Reductionsfrage, der Reifung parthenogenetischer Eier im engen Zusammenhang steht und also auch dort noch herangezogen werden muss.

Die Richtungskörper sind seit ihrer Entdeckung sehr verschiedenartig aufgefasst worden, was ja bei derartigen Gebilden, deren Function nicht ohne Weiteres erkennbar ist oder die ihre Hauptfunction verloren haben, sehr begreiflich erscheint. Aufgefunden wurden sie bereits in den zwanziger Jahren des vorigen Jahrhunderts durch L. G. CARUS (1824) an Gastropodeneiern; an ähnlichen Objecten wurden sie dann wiederholt, so von P. J. VAN BENEDEN (1840) und F. MÜLLER (1848), beobachtet, welcher letztere wegen ihrer bereits erwähnten Lagebeziehung zu den Furchungsebenen (Fig. 329)

ihnen den Namen Richtungsbläschen gab. RATHKE (1848), der sie ungefähr gleichzeitig beschrieb und sich über ihre Bedeutung aussprach, hielt sie für ein Nebenproduct des Furchungsvorgangs, für Dottermasse, die in Folge desselben nach aussen gedrängt würde, welche Vorstellung, dass es sich bei den Richtungskörpern um eine für die weitere Entwicklung des Eis überflüssige und desshalb zu entfernende Substanz handle, später, wenn auch in anderer Form, wiederkehrt. Obwohl recht genaue Beschreibungen der Richtungskörperbildung von verschiedenen Objecten, wie z. B. schon in den älteren Untersuchungen von LOVÉN (1848) und WARNECK (1850) an den Eiern von Muscheln und Schnecken, sowie denen von ROBIN (1862) über das Ei der Hirudineen gegeben wurden, so erkannte man doch nicht die Betheiligung des Kerns an derselben. Zwar hatte man bereits die Richtungskörperbildung damit in Zusammenhang gebracht, dass Theile des Keimbläschens aus dem Ei herausgebracht würden (LOVÉN [1848]; E. VAN BENEDEN [1875], VAN BAMBEKE [1876] und FOL [1875]) hatte bereits die bei der Abschnürung der Richtungskörpern im Ei auftretende Strahlung bemerkt, aber Klarheit über das Morphologische des Vorgangs, d. h. die mit den Richtungskörper im Ei sich abspielenden Veränderungen, wurden erst durch eine Reihe kurz auf einander folgender Untersuchungen erlangt. Als erste von ihnen sind BÜTSCHLI's bekannte Arbeiten über die früheren Entwicklungsvorgänge der Eizelle (1875 und 1876) zu nennen, worin gezeigt wurde, wie sich das Keimbläschen in die Kernspindel verwandelt, mit welcher die Strahlungen verbunden sind; die Kernspindel erfährt eine Verlagerung an die Stelle der Eiperipherie, an der die Richtungskörperbildung erfolgen soll, und sie ist selbst an dieser betheiligt. Auch GIARD (1876) stellte wie BÜTSCHLI Untersuchungen an verschiedenen Objecten (Echinodermen, Würmern und Mollusken) an und erkannte ebenfalls, dass es sich bei der Richtungskörperbildung um eine Theilung der Eizelle handelt, bei welcher an die Richtungskörper ein Theil des Kerns übergeht, der andere aber im Ei zurückbleibt. Durch O. HERTWIG's ausgedehnte Untersuchungen an Echinodermen, Würmern und anderen Objecten (1877 und 1878) wurde dann mit Sicherheit erwiesen, dass dieser Vorgang den Charakter einer echten Mitose hat, die sich zwei Mal wiederholt, und bei der als eine Abweichung vom gewöhnlichen Verhalten bemerkenswerth ist, dass der Kern zwischen beiden Theilungen nicht in die Ruhe zurückkehrt. Bei der zweiten Theilung bleibt die Hälfte des Kerns im Ei zurück und wird zum Eikern. Damit war bereits ein Standpunkt gewonnen, wie er unserer jetzigen Beurtheilung dieser Vorgänge entspricht, d. h. die Richtungskörperbildung erscheint als eine zweimalige Zelltheilung, wofür sie ungefähr gleichzeitig (1877) auch von GIARD erklärt wurde, der die Richtungskörper als rudimentäre Zellen ansprach. Untersuchungen, welche von einer Reihe von Forschern an verschiedenen Objecten angestellt wurden, bestätigten durchaus diese Anschauung (BÜTSCHLI [1877], O. HERTWIG [1878], WHITMAN [1878], TRINCHESE [1880], E. L. MARK [1881], BLOCHMANN [1882] u. A.), wobei zu bemerken ist, dass auch die mitotische Theilung des 1. Richtungskörpers selbst schon sehr bald erwiesen wurde (TRINCHESE Fig. 327 *A* und *B*, BLOCHMANN).

Wenn es sich bei den Richtungskörpern um rudimentäre Zellen handelt, so fragt es sich, welche Bedeutung diese Zellen früher

hatten. Das Wahrscheinlichste ist, dass sie ursprünglich ebenfalls Eizellen, d. h. der einen grossen Zelle ganz gleichwerthig waren. Diese Auffassung der Richtungskörper als „abortive Eizellen", welche von E. L. MARK (1881) herrührt, liegt desshalb besonders nahe, weil die beiden Reifungstheilungen der Oocyten mit denen der Spermatocyten völlig übereinstimmen und weil diese am Ende der Spermatogenese auftretenden beiden Theilungen in diesem Fall zur Bildung von vier völlig functionsfähigen Zellen führen, wovon weiter unten (p. 569) noch näher die Rede sein wird. Die Vermuthung liegt also nahe, dass auch die drei jetzigen „Richtungskörper" ursprünglich functionirende Geschlechtszellen, d. h. Eier waren.

Ein Rudimentärwerden von Fortpflanzungs- und anderen Zellen ist nichts Ungewöhnliches; so lernten wir solche rudimentäre Geschlechtszellen sowohl bei der Eibildung wie bei der Spermatogenese kennen, wo sie zumeist als Nährzellen Verwendung finden (p. 348 ff., 485). Bei der Sonderung der Geschlechtszellen von Cyclops bemerkte HÄCKER (1899) (im Zurückbleiben einiger der als Theilproducte der Urgenitalzelle ent-

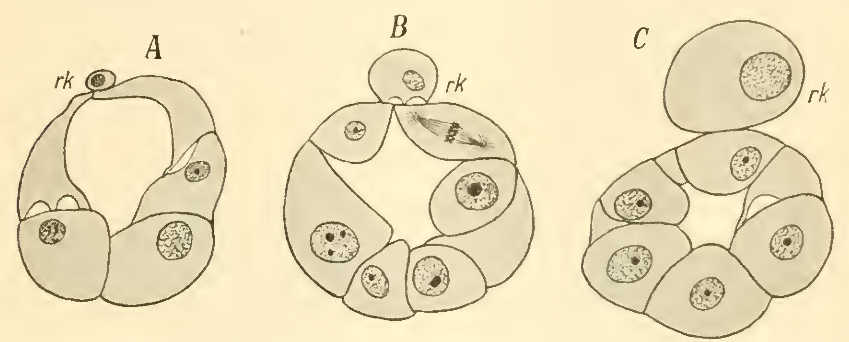


Fig. 332. Durchschnittene Furchungsstadien von Limax maximus mit Richtungskörpern von differenter Grösse (nach MEISENHEIMER).

standenen Zellen) einen Vorgang, der sich hiermit vergleichen lässt. Noch mehr ist dies wegen des auffallenden Grössenunterschieds der durch Theilung aus einander hervorgegangenen Zellen der Fall bei der Bildung der „Zwerg-Schwesterzellen", wie sie in der Entwicklung der Rotatorien, Anneliden und Mollusken besonders bei der Differenzirung des Ento- und Mesoderms gefunden werden. Es handelt sich um sehr kleine Zellen, die als rudimentär betrachtet werden, und deren Bedeutung darin gesehen wurde, dass ihre Abgabe die Differenzirung der bei ihrer Theilung zurückbleibenden grossen Zellen ermöglicht (WILSON). In ihrer Bedeutung sind sie desshalb besonders von WILSON (1898) mit den Richtungskörpern verglichen worden, dem sich HÄCKER (1899) in gewisser Beziehung anschliesst, indem er noch auf andere ähnliche Beispiele hinweist.

Einzelne, mehr gelegentlich gemachte Beobachtungen scheinen die Auffassung der Richtungskörper als abortive Eier durchaus zu bestätigen; so erwähnten wir schon früher, dass sie häufig recht umfangreich sein können (Fig. 329* *B*). Dies ist nicht selten an den Eiern von Gastropoden der Fall (Fig. 327 *C* und Fig. 364 *B*); bei Limax beschrieben MARK, KOFOID und MEISENHEIMER besonders grosse Richtungskörper, deren Durchmesser unter Umständen

mehr als die Hälfte von demjenigen des Eis beträgt (Fig. 332 *C*). Dieselbe Beobachtung machte GARNAULT bei Helix bezw. Arion, bei deren Eiern die erste Reifungstheilung ausnahmsweise sogar zur Bildung zweier Theilstücke führen kann, die an Umfang ungefähr gleich sind, so dass der erste Richtungskörper in diesem Fall die Grösse des ganzen Eis aufwiese. Auch bei Polycladen kommen sehr umfangreiche Richtungskörper vor (Thysanozoon nach VAN DER STRICHT 1899), die bei Leptoplana nach den Angaben von FRANCOTTE (1898) ein Viertel, ein Drittel und ausnahmsweise auch hier den Umfang des ganzen Eis erreichen. Als Besonderheit war die Theilung der Oocyte

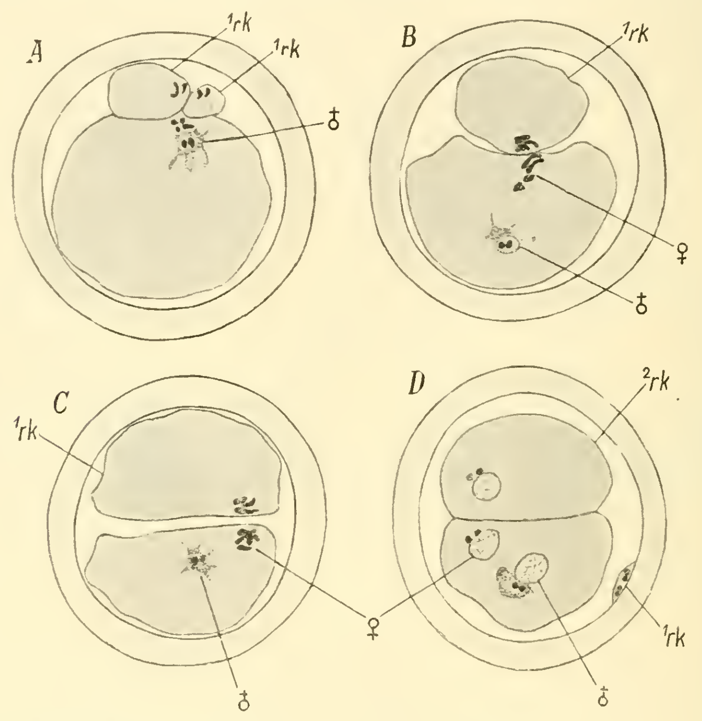


Fig. 333. Bildung abnorm grosser Richtungskörper bei Ascaris megalocephala (nach SALA und BOVERI).

A—C Bildung verschieden grosser Zellen unter Kältewirkung; in *A* hat sich der erste Richtungskörper wieder getheilt, *D* Theilung der Oocyte II. Ordnung in zwei gleich grosse Zellen.

1 *rk* und 2 *rk* erster und zweiter Richtungskörper, ♂ Spermakern, ♀ Eikern.

II. Ordnung in zwei gleich grosse Hälften auch schon von BOVERI (1887) bei Ascaris meg. beobachtet worden (Fig. 333 *D*), und SALA (1895) konnte auf experimentellem Wege durch Kälteeinwirkung veranlassen, dass die Reifungstheilungen bei Ascaris zur Bildung grösserer und unter Umständen an Umfang ungefähr gleich grosser Zellen führten (Fig. 333, *A—C*).

Schon die oft sehr bedeutende Grösse der ersten Richtungsspindel und ihre Lage inmitten des Eis (Fig. 324 *A* u. 325 *A*) erwecken durchaus den Eindruck, als sollte sie zu einer Theilung desselben in gleiche Hälften führen; später pflegt sie in solchen Fällen freilich eine

starke Verkürzung und Lageveränderung zu erfahren (Fig. 324 *B* u. *C*), doch kann diese auch ausbleiben (Fig. 325 *B* u. *C*). Ob es sich hierbei um ein Bewahren des früheren Theilungsmodus dieser Zellen handelt, wie es ganz den Anschein hat, oder andere Momente der Theilungsmechanik mitsprechen, lässt sich zunächst nicht entscheiden.

Dass es wirklich „Reifungstheilungen" sind, welche zur Bildung der grossen Zellen führen, ist in der Mehrzahl der oben genannten Fälle ganz zweifellos; immerhin ist dies erwähnenswerth, denn man könnte leicht, da es sich offenbar um vereinzelte Vorkommnisse handelt, an jene abnormen Erscheinungen denken, wie sie als Zerklüftungen des ungefurchten Eis mit und ohne Betheiligungen des Kerns auftreten und zu einem Zerfall in zwei und mehr Theilstücke führen können. Um nur ein Beispiel zu nennen, erinnern wir an die von BLOCHMANN (1882) für Neritina beschriebenen Erscheinungen.

Es sei noch erwähnt, dass die Richtungskörper ähnlich wie das Ei selbst eine Hülle besitzen können, die den Werth einer Dotterhaut hat, und die von TRINCHESE (1880) bei Amphorina als Zona radiata dargestellt wird (Fig. 327 *D*). Bei dem geschilderten Verhalten ist es kaum anders zu erwarten, als dass auch gelegentlich bei der Befruchtung des Eis Spermatozoen in die mehr oder weniger umfangreichen Richtungskörper eindringen. SOBOTTA hält dies z. B. bei den grossen Richtungskörpern der Maus für nicht ausgeschlossen; PLATNER beobachtete bei Arion empiricorum das Eindringen von Spermatozoen in Richtungskörper, wie dies vor ihm auch schon FOL für Echinodermen-Eier angegeben hatte; ebenso konnte v. KOSTANECKI (1897) das Eindringen des Spermatozoenkopfes und dessen beginnende Umwandlung in einem Richtungskörper von Physa feststellen. Somit lassen sich auch die Ausbildung des Spermakerns neben dem Kern des Richtungskörpers (Eikern) und eine Vereinigung beider, die Ausbildung einer Furchungsspindel und die nunmehr erfolgende Furchung der abortiven Eizelle denken. Uns sind derartige Angaben ausser den sogleich noch zu erwähnenden von FRANCOTTE aus der Litteratur nicht bekannt geworden; wenn TRINCHESE's Darstellung von der Theilung des zweiten Richtungskörpers richtig ist, so müsste es sich doch wohl um eine solche Furchungsspindel handeln (Fig. 327 *D*); freilich sollte hier eine völlige Durchtrennung erfolgen, und das würde wieder nicht stimmen. Es wäre jedenfalls von Interesse über diese Dinge Genaueres, vielleicht gerade auch durch Beobachtungen und Versuche an den von TRINCHESE beobachteten, anscheinend hierfür besonders günstigen Formen, zu erfahren.

Mittheilungen über die thatsächliche Weiterentwicklung eines Richtungskörpers sind von FRANCOTTE für eine Polyclade (Prostheceraeus vittatus) gegeben worden; es ist dies jene Form, bei welcher der erste Richtungskörper ungefähr die Grösse des Eis erlangen kann und dann also zwei Zellen von fast demselben Volumen in der Eihülle liegen. Ein Irrthum darüber, dass die eine davon der Eizelle, die andere dem ersten Richtungskörper entspricht, soll nach FRANCOTTE's Darstellung ausgeschlossen sein; jedenfalls seien sie durch eine Theilung, die durchaus den Charakter der ersten Reifungstheilung zeigt, aus einander entstanden. Beide durchlaufen nun eine zweite Reifungstheilung, die bei beiden zur Abschnürung eines kleinen (zweiten) Richtungskörperchens führt, beide werden dann

befruchtet, wobei Ei und Spermakern beobachtet wurden, und machen eine Furchung durch, um sich bis zum Gastrulastadium zu entwickeln. In diesem Falle würden thatsächlich von den am Ende der Oogenese durch die beiden Reifungstheilungen entstehenden Zellen zwei (und nicht wie gewöhnlich eine) zu weiterer Ausbildung gelangen, und man hätte es also hier mit der Entwicklung einer der „abortiven Eizellen" zu thun.

Wenn es sich also bei jenen drei Zellen um rudimentäre Eier handelt, so ist die weitere Frage aufzuwerfen, welche Ursachen zu ihrer Rückbildung geführt haben. Mark (1881) sucht dieselben darin, dass es wünschenswerth gewesen sei, um die weiblichen Keimzellen besser auszurüsten, die Zahl derselben zu verringern; daher die Zurückbildung einer so beträchtlichen Anzahl derselben. Einen anderen Ausgangspunkt nimmt Bütschli (1885), indem er auf die gruppen- oder bündelförmige Anordnung der Keimzellen ein besonderes Gewicht legt, wie sie sich bei den Samenzellen vieler Thiere sehr verbreitet findet und auch schon bei den Protozoen anzutreffen ist (vgl. oben p. 467); ähnlich liesse sich annehmen, dass auch die weiblichen Keimzellen zuerst eine gruppenförmige Anordnung zeigten, weil sie ähnlich wie die männlichen in einer besonderen Generation der Colonie erzeugt würden. Später entwickelten sich nur noch einige oder auch nur eine Keimzelle zum Ei; die anderen functionirten vielleicht für diese als Nährzellen und gelangten schliesslich zur Rückbildung; so ist die Bildung der Richtungskörper noch „ein Anklang an die ehemaligen weiblichen Gametencolonien der Metazoen und ihrer protozoitischen Vorläufer". Auf diesen Vergleich mit dem Verhalten der Protozoen wird später noch zurückzukommen sein.

Auch Boveri (1886) stellte sich sehr entschieden auf den Standpunkt, dass die Richtungskörper als abortive Eizellen anzusehen seien; er legte sich ebenfalls die Frage vor, wesshalb die Eier zurückgebildet würden, sowie die andere, wesshalb sie noch jetzt gebildet werden und nicht verschwunden sind. Die erste Frage beantwortet er in ähnlicher Weise, wie es von Seiten Mark's geschah; erwähnenswerth ist dabei der von Boveri gezogene Vergleich mit den drei zu jeder Oocyte gehörigen Nährzellen im Daphnoïdenovarium, die ebenfalls durch Rückbildung und Umbildung von Keimzellen entstanden (vgl. p. 354). Die zweite Frage wurde von Boveri dahin beantwortet, dass die Keimzelle, um die Eier zu liefern, eine bestimmte Anzahl von Theilungen zu durchlaufen haben, von denen jede mit gewissen Umwandlungen der Zellen und besonders ihrer Kerne verbunden ist, welche ihrerseits ohne die Theilungen nicht erfolgen können. Daher müssen die letzteren erhalten bleiben, auch wenn ein Theil der Eizellen bezw. Eimutterzellen zu Grunde geht. Indem Boveri (1886 u. 1890) auf die letzten beiden Zellgenerationen der Oogenese ein besonderes Gewicht legt und die sich hierbei an den Kernen vollziehenden Umänderungen zu denen bei der Spermatogenese in Beziehung setzt, zieht er bereits jenen Vergleich zwischen Ei und Samenreifung, welcher sich für die Auffassung dieser Vorgänge so fruchtbar erwiesen hat. Dieser Vergleich wurde auch von G. Platner (1889) auf Grund seiner Untersuchungen über die Eireifung und Spermatogenese verschiedener Objecte in den Hauptzügen festgelegt, und fast gleichzeitig nahm O. Hertwig (1890) denselben an einem so vorzüglich geeigneten Objecte wie Ascaris

megalocephala auf, um ihn sowohl an diesem wie auch besonders in theoretischer Hinsicht in sehr vollständiger Weise durchzuführen. Auch nach O. Hertwig sind „die Richtungskörper Abortiveier, die sich durch einen letzten Theilungsprocess aus den Eimutterzellen in derselben Weise wie die Samenzellen aus den Samenmutterzellen bilden. Während bei den letzteren die Theilproducte als befruchtungsfähige Samenkörper Verwendung finden, entwickelt sich von den Theilproducten der Eimutterzelle eins zum Ei, indem es sich der ganzen Dottermasse bemächtigt auf Kosten der übrigen, die in rudimentärer Gestalt als Richtungskörper fortbestehen". Völlig unterdrückt sind die Richtungskörper desshalb nicht worden, weil sie noch jetzt eine hohe physiologische Bedeutung haben, und zwar sieht O. Hertwig diese in der Reduction der chromatischen Substanz, welche in Folge des Unterbleibens des Ruhestadiums während der Reifungstheilung erfolgen soll, und durch welche später bei der Befruchtung die Summirung der chromatischen Substanz vermieden würde. Damit gelangen wir bereits auf das Gebiet der Reductionsfrage, welche erst nach Kenntniss der an den Kernen sich abspielenden Vorgänge behandelt werden kann (vgl. p. 563 u. 572 ff.), wie wir auch auf den genaueren Vergleich zwischen Ei- und Samenreifung aus denselben Gründen erst weiter unten (p. 570) eingehen können.

Nur kurz berühren möchten wir jene Erklärungsversuche des Wesens der Richtungskörper, welche man gewöhnlich als phylogenetische zu bezeichnen pflegt. Bereits weiter oben wurde die Auffassung von Bütschli erwähnt, wonach die Richtungskörperbildung als Rest einer gruppenweisen Anordnung der Geschlechtszellen anzusehen und vielleicht als Anklang an die weiblichen Gametencolonien der Protozoen aufzufassen sei. Seither haben wir durch eine Reihe ausgezeichneter Untersuchungen (Maupas, R. Hertwig, Schaudinn u. A.) über die Fortpflanzungsverhältnisse der Einzelligen erfahren, dass sich bei ihnen Vorgänge abspielen, welche der Richtungskörperbildung ohne Weiteres gleichzustellen sind. So sieht man im Körper der in Conjugation befindlichen Infusorien nach einer zweimaligen mitotischen Theilung des Mikronucleus nur eines dieser Theilstücke bei der dann folgenden Kernvereinigung „Befruchtung" Verwendung finden (Maupas, R. Hertwig), während drei davon zu Grunde gehen und wohl mit Recht den drei Richtungskörpern der Metazoen verglichen werden (R. Hertwig). Eine Theilung der Kerne vor dem eigentlichen „Befruchtungsact" und die daraus resultirende Entstehung peripher gelegener, den Richtungskörpern vergleichbarer Gebilde, die sogar wie diese als kleine Zellen vom Körper abgeschnürt werden können, findet sich auch bei Sporozoen und Heliozoen (Schaudinn, R. Hertwig). Wenn die Zahl nicht immer die Dreizahl ist, so ist zu bemerken, dass auch bei den Metazoen Variationen vorkommen, indem z. B. die Theilung des ersten Richtungskörpers unterbleibt, und dass weiterhin diese Vorgänge bei den Protozoen noch nicht eingehend genug studirt sind, als dass man hierüber bereits ein sicheres Urtheil abgeben könnte.

Bei der Uebereinstimmung, welche somit bezüglich des der Befruchtung vorausgehenden Reifungsvorgangs zwischen Protozoen und Metazoen herrscht, wird sich die phylogenetische Erklärung der Richtungskörper bei den letzteren in jener früheren Form kaum aufrecht erhalten lassen, zumal bei den Protozoen, welche jene

Reifungstheilungen zeigen, eine geschlechtliche Differenzirung noch fehlen kann und also der Grund für das Rudimentärwerden der betr. Zellen wegfällt, worauf von R. Hertwig aufmerksam gemacht wird. Dagegen erscheint die Zurückführung der in der Oogenese bezw. Spermatogenese und Befruchtung der Metazoen sich abspielenden Kernveränderungen auf die entsprechenden Vorgänge bei der Conjugation der Protozoen als das Gegebene. Somit tritt also wieder das physiologische Moment, und zwar auch für die „Reifungstheilungen“ der Protozoen, in den Vordergrund; in dieser Weise werden sie denn auch von R. Hertwig auf Grund seiner Untersuchungen an Actinosphaerium aufgefasst, indem er es für erwiesen hält, dass durch sie eine Reduction der Chromatinmasse im Kern herbeigeführt wird und eine solche für den Vollzug der Befruchtung nöthig ist.

Was man jenen phylogenetischen Erklärungsversuchen des Wesens der Richtungskörper entgegen zu halten hat, nämlich dass ein allem Anschein nach homologer Reifungsprocess auch bei den Protozoen selbst stattfindet, wird man auch auf diejenigen anwenden müssen, welche in der Richtungskörperbildung eine Reminiscenz an die frühere ungeschlechtliche Fortpflanzung der Protozoen-Vorfahren erblicken. Es sind dies die von Giard (1876—90) und Whitman (1878) aufgestellten Theorien über die Bedeutung der Richtungskörper, die von anderen Forschern, wie Garnault (1889) und Lameere (1890), aufgenommen und in mancher Hinsicht modificirt wurden.

Im Wesentlichen handelt es sich bei dieser Auffassung darum, dass die Richtungskörper den Rest jener ungeschlechtlichen Vermehrungsstadien (Theilungen) darstellen, welche der Conjugation vorausgingen; die im Metazoenkörper freigewordene Keimzelle wiederholt gewissermaassen das Protozoenstadium in der Entwicklung des Metazoons; nach einer Anzahl von Theilungen, deren letzte zur Bildung der (uns als Richtungskörper erhaltenen) rudimentären Zellen führen, tritt die Conjugation, d. h. die Befruchtung, ein. Wir beabsichtigen wie gesagt, auf diese Ausführungen über die Natur der Richtungskörper nicht weiter einzugehen, sondern verweisen auf die genannten Autoren und besonders auf die verschiedenen Mittheilungen von Giard über diesen Gegenstand.

Eine wichtige Rolle für die Deutung der Natur der Richtungskörper hat ihr Verhalten bei den auf parthenogenetischem Wege sich entwickelnden Eiern gespielt, und zwar zunächst hauptsächlich desshalb, weil man glaubte, dass von den parthenogenetischen Eiern Richtungskörper überhaupt nicht gebildet würden. Darauf hauptsächlich beruht jene bekannte Hypothese, welche von Minot (1877) aufgestellt und von Balfour (1880), sowie E. van Beneden (1883) in etwas anderer Form vertreten und weiter ausgebaut wurde; sie besagt, dass das Ei an und für sich hermaphroditisch sei, und dass der männliche Bestandtheil vor der Befruchtung entfernt werden müsse, um bei dieser für das neu hinzukommende männliche Element Platz zu schaffen bezw. dessen Hinzutreten erst zu ermöglichen. Die Entfernung des männlichen Bestandtheils geschieht eben durch die „Ausstossung“ der Richtungskörper, und wenn diese unterbleibt, so ist das Ei zu einer parthenogenetischen Entwicklung befähigt. Als Weismann (1885 u. 1886) das Vorhandensein von Richtungskörpern auch bei parthenogenetischen Eiern feststellte und damit jene Hypothese hinfällig wurde, blieb dennoch ein Unterschied zwischen parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eiern bestehen, indem sich

zeigte, dass die ersten im Allgemeinen nur einen, die anderen aber zwei Richtungskörper bilden (WEISMANN und ISHIKAWA 1887, BLOCHMANN 1887).

Dieses differente Verhalten der nach Befruchtung und unbefruchtet sich entwickelnden Eier musste weitere Erklärungsversuche geradezu herausfordern und, wieder war es WEISMANN, der einen solchen unternahm. Er hatte die Bedeutung der Richtungskörper früher darin gesehen, dass durch die Reifungstheilungen jenes für die Heranbildung des Eis nöthige, später jedoch überflüssige histogene (und speciell oogene) Kernplasma entfernt werde und im Eikern nunmehr allein „Keimplasma" zurückbleibe, d. h. jene als Träger der vererblichen Eigenschaften besonders wichtige Substanz; jetzt nahm er nun an, dass die Entfernung des oogenen Plasmas, die jedenfalls auch den parthenogenetischen Eiern zukommen muss, nur durch den ersten Richtungskörper erfolgt, während die Aufgabe des zweiten Richtungskörpers darin bestehe, eine Reduction des Keimplasmas herbeizuführen, wodurch eine Häufung jener Substanzen bei der Befruchtung vermieden würde. Diese Auffassung wurde zwar später von WEISMANN aufgegeben, jedoch hielt er an einem Unterschied in der Bedeutung des ersten und zweiten Richtungskörpers fest, indem bei der Bildung des letzteren im Gegensatz zu dem ersten jene Reduction des Chromatins, eben des Trägers der vererblichen Eigenschaften, an Quantität und Qualität stattfindet, auf welche WEISMANN ein so grosses Gewicht legt, und auf die wir bei anderer Gelegenheit (p. 607) noch zurück zu kommen haben werden. Die Reduction des Chromatins, speciell die Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte, wird durch die Zuführung der gleichen Chromatinmenge bei der Befruchtung wieder ausgeglichen. Da nun letzteres bei parthenogenetischen Eiern nicht geschieht, so braucht auch die Reduction nicht stattzufinden; die Bildung des zweiten Richtungskörpers unterbleibt also (WEISMANN [1887 u. 1891], O. HERTWIG [1890]).

Gegenüber der hier nur kurz characterisierten WEISMANN'schen Auffassung machte BOVERI (1890 u. 1892) geltend, dass, sie abgesehen von ihrer stark hypothetischen Natur dem morphologischen Werth des zweiten Richtungskörpers als einer rudimentären Eizelle nicht genügend Rechnung trüge und ihn vielmehr abermals als einen blossen Auswürfling betrachte, welcher dem männlichen Element Platz zu machen habe. Für das Fehlen des zweiten Richtungskörpers bei parthenogenetischen Eiern gibt BOVERI desshalb eine andere Erklärung, die sich auf Betrachtungen von ihm selbst, sowie von O. HERTWIG stützt und später durch Untersuchungen von A. BRAUER an Artemia ihre Bestätigung gefunden hat. Es handelt sich dabei um gelegentlich (facultativ) oder wirklich parthenogenetische Eier, die einen Ansatz zur Bildung des zweiten Richtungskörpers machen bezw. ihn thatsächlich zur Ausbildung bringen, bei denen er jedoch vom Ei wieder einbezogen wird, und mit dem Eikern verschmelzend, gewissermaassen die Rolle des Spermakerns übernimmt*). Da der zweite Richtungskörper dieselbe Chromatinmenge bezw. Chromosomenzahl enthält wie der Ei- oder Spermakern, so ist ein solcher Ersatz sehr wohl möglich, und es wird dadurch die Schwierigkeit vermieden, dass das „Ei" nach Vollzug der ersten Reifungs-

*) Man vergleiche hierzu die Ausführungen über die Reifung parthenogenetischer Eier p. 617 ff.

theilung, d. h. die Oocyte II. Ordnung oder die Eimutterzelle, also eine frühere Generation, in die Embryonalentwicklung eingeht.

Findet die Bildung des zweiten Richtungskörpers (und also auch seine Wiedervereinigung mit dem Ei) überhaupt nicht statt, wie das offenbar bei vielen parthenogenetischen Eiern der Fall ist, so wird die für ihn bestimmte Kernsubstanz direct im Ei einbehalten, und es darf angenommen werden, dass sich am Kern entsprechende Umwandlungen vollziehen, die zu demselben Ergebniss führen, wie es vorher durch die Theilung und Wiedervereinigung der Theilproducte erzielt wurde. In der That sprechen die von Brauer an Artemia gewonnenen Ergebnisse für die Richtigkeit dieser Annahme.

Eine Schwierigkeit bleibt übrigens für die Entwicklung parthenogenetischer Eier immer noch bestehen, nämlich die von Blochmann (1888 und 1889), Platner (1888—89) und Henking (1892) beobachtete und von Paulcke (1899), sowie Petrunkewitsch (1901) neuerdings bestätigte Thatsache, dass die Eier verschiedener Insecten (Apis, Liparis u. a.) auch bei parthenogenetischer Entwicklung zwei Richtungskörper nach Art der befruchtungsbedürftigen Eier bilden können. Wenn die Thatsache, dass derartige Eier überhaupt entwicklungsfähig sind, nicht von vorn herein angezweifelt wurde (A. Brauer [1893]), hat man sie damit zu erklären gesucht, dass diese Eier eben nur facultativ parthenogenetisch und daher noch ganz auf das Hinzutreten eines Spermatozoons eingerichtet sind, erst wenn Letzteres ausbleibt, treten sie doch noch in die parthenogenetische Entwicklung ein (Boveri, Weismann). Die Reduction, d. h. die Verminderung der Chromosomenzahl, welche nach Vollzug der beiden Reifungstheilungen im Ei bemerkbar ist, wird nach den Untersuchungen von Petrunkewitsch durch eine nachträgliche Verdoppelung der Chromosomenzahl wieder ausgeglichen; auf welche Weise diese aber vor sich geht, konnte bisher noch nicht festgestellt werden.

Wir nähern uns damit abermals einem Gebiet, welches wir später noch eingehender zu behandeln haben, nämlich der Reifung parthenogenetischer Eier und dem Reductionsproblem; eine Berührung mit diesen Fragen ebenso wie mit der Befruchtung war nicht ganz zu vermeiden, wenn die Bedeutung der Richtungskörper einigermaassen erschöpfend behandelt werden sollte, doch haben wir uns nach Möglichkeit beschränkt, die betreffenden Erörterungen auf später versparend. Nachdem man die bei der Richtungskörperbildung an den Kernen sich abspielenden Vorgänge genauer kennen gelernt und sie mit den unterdessen ebenfalls bekannt gewordenen Vorgängen bei der Samenreifung verglichen hatte, nachdem sich dann ganz directe Beziehungen dieser Erscheinungen zu den bei der Befruchtung beobachteten ergaben, knüpfte sich eine Menge theoretischer Speculationen von grösserer oder geringerer Berechtigung an diese Dinge an, auf welche wir zum Theil bereits hinweisen mussten, auf die wir aber zum grösseren Theil, wie gesagt, erst später, nach Erledigung jener feineren Vorgänge der Eireifung, Samenreifung und Befruchtung, eingehen können. Um die Kenntnisse dieser letzteren Vorgänge haben sich besonders Bütschli, O. Hertwig, Fol, E. van Beneden, E. L. Mark, Weismann, Boveri, doch ausser diesen auch noch Carnoy, Rückert, Häcker, vom Rath, A. Brauer, E. B. Wilson und viele andere Forscher grosse Verdienste erworben. Zum Theil werden wir ihre Namen in den nächsten Abschnitten noch zu nennen haben, doch ist die Zahl der Publicationen auf diesem Gebiet eine so grosse, dass wir uns zum Theil mit einem Hinweis auf das

Litteraturverzeichniss bezw. auf frühere, speciell auf diesen Gegenstand bezügliche zusammenfassende Darstellungen verschiedener Autoren begnügen müssen (Boveri [1892], Rückert [1893], Wilson [1896 u. 1900], Sobotta [1896], Häcker [1898 u. 1899], Fick [1899]).

3. Das Verhalten der Kerne bei der Richtungskörperbildung.

In der vorher (p. 546) geschilderten Weise vollzieht sich der Reifungsvorgang im Allgemeinen bei den thierischen Eiern, doch gewinnt derselbe durch die Form der Spindel und vor Allem durch das Verhalten der chromatischen Substanz in den einzelnen Fällen eine besondere und characteristische Beschaffenheit. Für das Verständniss des Vorgangs wird es nöthig sein, einige solche Fälle in's Auge zu fassen, und wir möchten den durch die ausgezeichneten Untersuchungen von E. van Beneden (1883) und Boveri (1887 u. 88) zum classischen Object dieser Zellenforschungen gewordenen Pferdespulwurm (Ascaris megalocephala) zunächst vorausschicken. Dieses Object empfiehlt sich auch in so fern für das Studium der bei der Eireifung sich abspielenden feineren Vorgänge, als die Zahl der Chromosomen eine sehr geringe ist. Boveri hat in dieser Hinsicht zwei Varietäten des Wurms (Asc. megal. univalens und bivalens [O. Hertwig, 1890]) unterschieden, je nachdem das Keimbläschen zur Zeit der Reifung eine oder zwei Gruppen chromatischer Elemente enthält. Wegen der nicht so bedeutenden Differenz gegenüber anderen Thierarten bevorzugen wir bei unserer Darstellung die zweite Varietät (Ascaris meg. bivalens).

Die Umwandlungen, welche das Keimbläschen beim Uebergang zur ersten Reifungstheilung erfährt, sind ganz ähnliche, wie wir sie bereits kennen lernten; die Form wird unregelmässig, um dann nach erfolgter regelmässiger Anordnung der chromatischen und achromatischen Substanz in die Spindelform überzugehen (Fig. 334 *A—D*). Gleichzeitig findet eine Verlagerung des derartig umgestalteten Keimbläschens an die Oberfläche des Eis statt, woselbst sich die Spindel anfangs schräg und später in radialer Richtung einstellt (Fig. 334 *E* und *F*).

Die Richtungsspindeln von Asc. megaloceph. zeigen nicht nur in Folge ihrer Tonnenform, sondern auch insofern eine eigenthümliche Beschaffenheit, als die Centrosomen und Strahlungen an ihnen stark zurücktreten und durch die Conservirung leicht ganz verloren gehen, so dass man früher direct annahm, Centrosomen und Sphären seien bei ihnen nicht vorhanden, doch konnten sie später nachgewiesen werden (Sala [1895], E. Fürst [1898], Moszkowski [1902]).

Das Chromatin lässt in früheren Stadien eine Anordnung in zwei Bänder erkennen, von welchen jedes einen Längsspalt besitzt und aus hinter einander angeordneten Körnchen zu bestehen scheint (Fig. 334 *A—C*). Diese Chromatinbänder erfahren alsbald eine sehr beträchtliche Verkürzung, und ob sie nun vorher schon (im Querschnitt) viertheilig waren oder nicht, jedenfalls ist jetzt aus jedem der Bänder eine viertheilige Chromatingruppe hervorgegangen (*D* und *E*). Damit sind wir zu den **Vierergruppen (Tetraden)** gelangt, welche in den auf diesen Gegenstand gerichteten Forschungen der letzten Jahre eine so wichtige Rolle spielen, und auf die wir, wie auf das specielle Verhalten des Chromatins bei den Reifungstheilungen, später noch genau einzugehen haben werden (p. 573 ff.).

Die erste Richtungsspindel von Asc. meg. bivalens weist zwei solche aus vier Chromatinstäbchen oder -körnern bestehenden Vierergruppen auf, welche die Aequatorialplatte bilden (Fig. 334 *D—F*).

Bei der Varietät univalens findet sich dagegen nur eine Vierergruppe in der ersten Richtungsspindel, die dadurch ein besonders einfaches Verhalten zeigt.

Es sei hierbei erwähnt, dass ausnahmsweise und wohl als ein nicht normales Verhalten anstatt zwei Vierergruppen deren vier in der ersten Richtungsspindel von Asc. meg. bivalens vorkommen können und auch die zweite Richtungsspindel eine entsprechende Verdoppelung der Chromatinmenge zeigt (Moszkowski [1902]), wie auch in den Eiern anderer Thiere die Zahl der Chromosomen gelegentlich variiren soll.

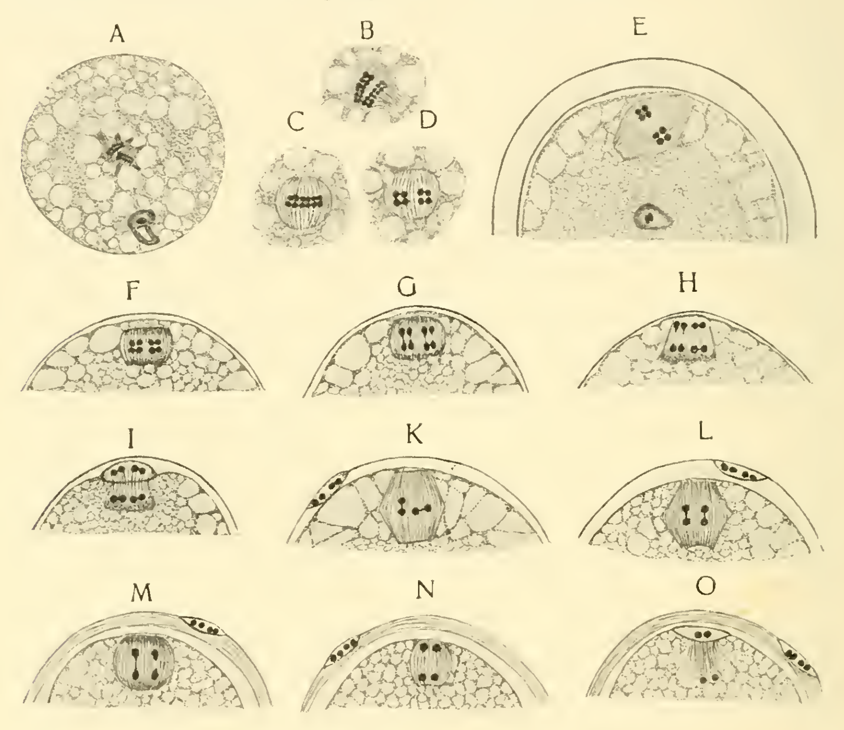


Fig. 334. Richtungskörperbildung bei Ascaris megalocephala bivalens nach Boveri.

A—E Ausbildung der ersten Richtungsspindel, in *A* und *E* das Spermatozoon bezw. der in Ausbildung begriffene Spermakern, *F—I* Bildung des ersten Richtungskörpers, *K* und *L* die zweite Richtungsspindel, daneben der abgestossene erste Richtungskörper, *M—O* Bildung des zweiten Richtungskörpers, daneben an der Eimembran der ersten Richtungskörper.

Der weitere Verlauf der Richtungskörperbildung erfolgt bei der ersteren Varietät auf die Weise, dass in der von anderen Mitosen bekannten Art eine Theilung der Aequatorialplatte eintritt und entsprechend den beiden Vierergruppen je zwei Paare von Körnern gegen die Peripherie und nach innen zu rücken (Fig. 334 *F—H*), wobei zunächst Verbindungsbrücken zwischen den aus einander rückenden Körnern erhalten bleiben, wie derartige Verbindungen auch vorher

schon zwischen den Chromatinstäbchen bezw. in der Längsansicht des Bandes zwischen dessen beiden Theilhälften erkennbar waren. Rücken die Körner noch weiter aus einander, so sieht man zwischen ihnen die Verbindungsfasern auftreten (*G* und *H*), wie sie auch sonst im Dyaster-Stadium der Mitose zwischen den beiden „Tochterplatten“ beobachtet werden.

In der früher angedeuteten Weise folgt der Kerntheilung die Zelltheilung und damit die Abschnürung des ersten Richtungskörpers, welcher somit zwei Paare von Chromatinkörnern erhält (*H* und *I*). Ein Zurückkehren des Kerns in die Ruhe findet auch hier nicht statt, sondern es bildet sich sofort die zweite Richtungsspindel. Dies geschieht dadurch, dass die achromatische Substanz, welche die im Ei zurückgebliebene Tochterplatte umlagert, die Spindelfasern liefert und die beiden Körnerpaare, welche die Körner zunächst in einer Reihe gelagert zeigten, sich gegen einander aufrichten (Fig. 334 *K* und *L*) und nunmehr die aus zwei zweitheiligen Gruppen oder zwei Körnerpaaren bestehende Aequatorialplatte der zweiten Richtungsspindel bilden (Monaster-Stadium). An dieser wiederholt sich dann derselbe Process wie vorher, d. h. die aus je zwei Körnern gebildeten Tochterplatten rücken aus einander (Dyaster-Stadium), und der zweite Richtungskörper wird abgeschnürt (*M*—*O*). Dieser erhält naturgemäss nur zwei Chromatinkörner, während dem ersten deren vier zugetheilt wurden; dem entsprechend ist auch sein Umfang geringer.

Bei der Varietät Asc. meg. univalens wird mit dem zweiten Richtungskörper nur ein Chromatinkorn ausgestossen; der erste enthält zwei Körner.

Nach erfolgter Abschnürung des zweiten Richtungskörpers kehrt der im Ei zurückgebliebene Kern in die Ruhe zurück. Unweit von dem Eikern pflegt dann schon der Spermakern zu liegen, denn das Eindringen der Samenzelle erfolgt beim Pferdespulwurm schon sehr früh und vor der Richtungskörperbildung (Fig. 334 *A* und *E*), welche Erscheinung auch bei anderen Thieren beobachtet wird. Das männliche Element verbleibt dann also eine Zeit lang im Ei, ohne dass sein Kern mit dem weiblichen Kern sich vereinigt und damit der eigentliche Befruchtungsact erfolgt, während in anderen Fällen das Spermatozoon während oder auch erst nach der Richtungskörperbildung in das Ei eindringt und dann die Befruchtung bald vor sich zu gehen pflegt (man vgl. hierzu auch p. 630 ff.). Dass vom männlichen Element auf das Ei ein Reiz ausgeübt wird, welcher die Bildung der Richtungskörper auslöst, wie man es gelegentlich dargestellt hat, braucht somit nicht der Fall zu sein; auch verhält es sich häufig so, dass das Keimbläschen seine Vorbereitungen zur Bildung der ersten Richtungsspindel bereits trifft, ehe noch das Spermatozoon eindringt. Jedenfalls aber ist das noch nicht gereifte Ei oder besser gesagt die Oocyte I. oder II. Ordnung fähig, das Spermatozoon in sich aufzunehmen, wie bereits gezeigt wurde.

Was die Umwandlung der im Ei verbleibenden Tochterplatte der zweiten Richtungsspindel zum Eikern betrifft, so entspricht sie dem Verhalten der nach der Theilung in die Ruhe zurückkehrenden Kerne; zuweilen ergibt sich dadurch eine sehr characteristische Beschaffenheit des in der Ausbildung begriffenen Eikerns, dass die Chromosomen bläschenförmig anschwellen und der Kern in Folge dessen ein mehrlappiges Aussehen zeigt (so bei Ciona nach GOLSKI [1899] und bei Physa nach v. KOSTANECKI und WIERZEJSKI [1896]) oder sich that-

sächlich aus einer Anzahl von Bläschen zusammensetzt (Fig. 335 *A—C*). Bei Thysanozoon z. B. sind es nach van der Stricht (1898) entsprechend der Zahl der Chromosomen neun Bläschen, die den Kern bilden, und ganz ähnlich verhalten sich andere Polycladen (nach v. Klinkowström [1897] und van Name [1899]). Bald fliessen dann die Chromatinbläschen zusammen, um den anfangs noch gelappten, später aber regelmässig gestalteten und abgerundeten Eikern zu bilden, der sodann in die Tiefe rückt (Fig. 334 *D* und *E*). Ein hiermit sehr übereinstimmendes Verhalten findet sich auch bei anderen Thierformen, z. B. bei Chaetopterus nach Mead (1898), Tha-

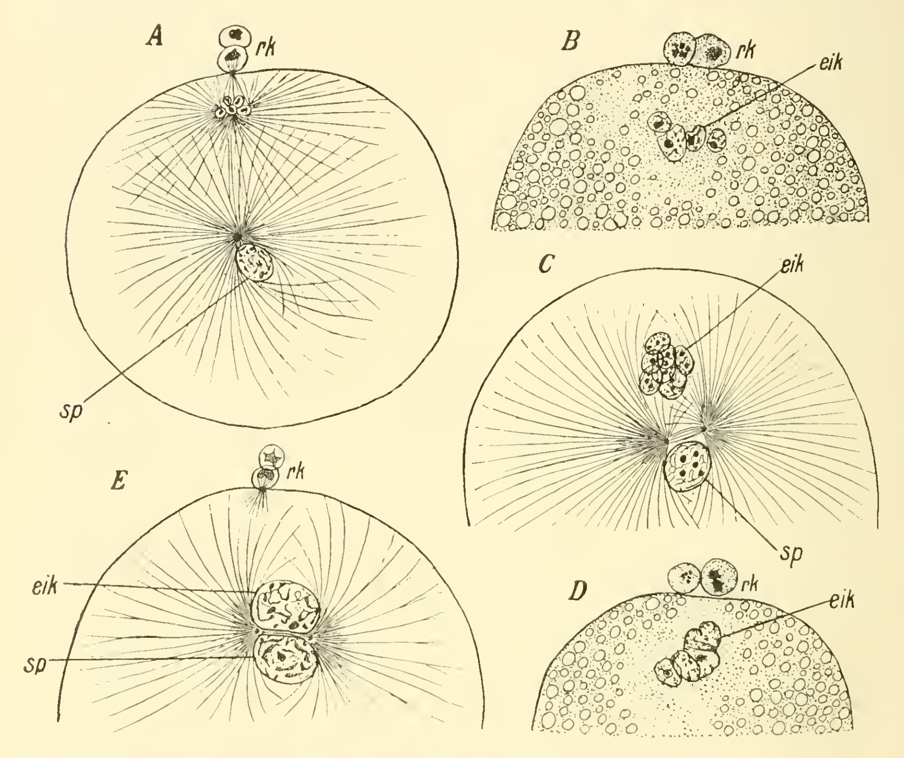


Fig. 335. Endstadien der Eireifung von Chaetopterus pergamentaceus und Eustylochus ellipticus (nach Mead und van Name).
A Ende der zweiten Richtungstheilung, *B* und *C* die aus mehreren Bläschen bestehenden Eikerne, *D* und *E* Ausbildung des Eikerns. *A*, *C* und *E* von Chaetopterus, *B* und *D* von Eustylochus.
ei Eikern, *rk* Richtungskörper, *sp* Spermakern.

lassema nach Griffin (1899), Cerebratulus nach v. Kostanecki (1902), Allolobophora nach Foot und Strobell (1900), Polystoma nach Halkin (1901) und Goldschmidt (1902) (Fig. 335 *A* und *C*, Fig. 386 p. 677). Auch bei Myzostoma konnte Wheeler (1897) solche Bilder als ein ausnahmsweises Verhalten des Eikerns beobachten.

Ein ähnliches Anschwellen der Chromosomen zu bläschenartigen Gebilden wird gelegentlich auch bei der Reifung der Samenzellen gefunden, wie die Beobachtung von Meves (1901 u. 1902) über die Spermatogenese von Paludina zeigt (Fig. 354 p. 604).

Wir haben absichtlich, ohne auf die abweichenden Darstellungen der verschiedenen Autoren einzugehen, die Vorgänge der Eireifung in den Hauptzügen geschildert und möchten nun zunächst in ähnlicher Weise die Samenreifung darstellen, um erst im Anschluss hieran die in beiden Fällen sehr übereinstimmende Chromatinreduction in's Auge zu fassen bezw. sie in ihren Beziehungen zum Befruchtungsvorgang zu erläutern.

II. Die Samenreifung.

Bei Betrachtung der Spermatogenese lernten wir im Hoden in mehr oder weniger regelmässiger Vertheilung recht verschiedenartige Zellenformen kennen, die als Ursamenzellen, Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden bezeichnet wurden. Schon damals wurde erwähnt, dass die letzten beiden Theilungen der Samenzellen vor deren Umbildung zum Spermatozoon von ganz besonderem Interesse sind,

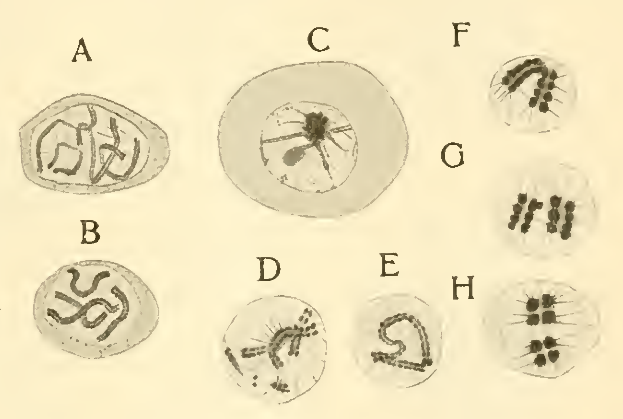


Fig. 336. Ausbildung der Chromosomen und Vierergruppen in den Spermatogonien (*A* und *B*) und Spermatocyten (*C*—*H*) von Ascaris megalocephala bivalens nach A. Brauer.
In *A*—*C* sind die ganzen Zellen, in *D*—*H* nur die Kerne dargestellt.

ohne dass zunächst auf dieselben eingegangen wurde. Es sind die Reifungstheilungen. Die betreffenden Vorgänge wurden zwar nicht so häufig und bei so vielen Formen studirt wie die der Eireifung, sind aber bereits recht genau bekannt und zumal in den letzten Jahren mehr berücksichtigt worden. Wir halten uns zunächst ebenfalls an die bei Ascaris megalocephala gewonnenen Ergebnisse, da wir ohnehin deren Eireifung einer genaueren Betrachtung unterzogen und der Vergleich zwischen beiden Vorgängen dadurch wesentlich erleichtert wird. Ausserdem liegen auch bei den männlichen Zellen dieser Species die Verhältnisse im Vergleich zu anderen Formen besonders klar.

Wie im weiblichen lassen sich auch im männlichen Geschlecht bezüglich des Verhaltens der Chromatingruppen in den Kernen der Genitalzellen die beiden Varietäten univalens und bivalens unterscheiden; wir wählen, wie bei der Eireifung, die letztere zur Darstellung.

Ganz ähnlich den Verhältnissen im Keimbläschen von Asc. meg. bivalens findet man im Kern der Spermatocyten I. Ordnung in einem bestimmten Stadium zwei viertheilige Chromatingruppen (Fig. 336 *H*

und Fig. 337 *A*); so wie dort entstehen sie durch Verkürzung zweier bereits längsgespaltener bezw. schon viertheiliger Chromatingebilde von bandförmiger Gestalt (Fig. 336 *D—H*). Ob diese letzteren aus einem einzigen Chromatinfaden ihren Ursprung nehmen, wie es Brauer beschreibt (Fig. 336 *E*), lassen wir hier zunächst dahin gestellt sein. Thatsache ist jedenfalls, dass die in der Längsspaltung ihren Ausdruck findende Zweitheiligkeit und wohl auch die Viertheiligkeit der Chromosomen bereits ausserordentlich früh auftritt, nämlich zu einer Zeit, wenn die Chromosomen erst in ihrer Ausbildung begriffen sind (Fig. 336 *D* und *E*), und sogar schon dann, wenn das Chromatin noch ein ziemlich unregelmässiges Gewirr im Kernraum darstellt (Fig. 336 *C* und *D*).

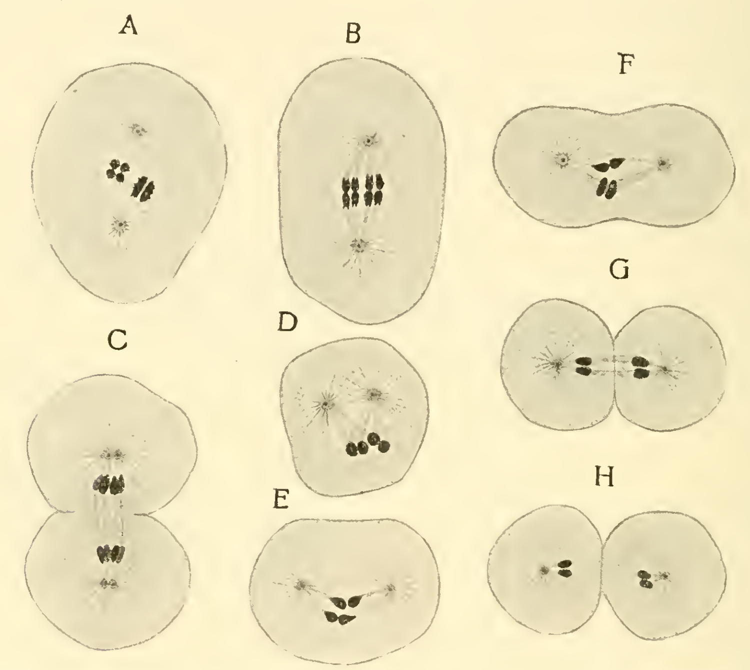


Fig. 337. Erste (*A—C*) und zweite Reifungstheilung (*D—H*) der Spermatocyten von Ascaris megalocephala bivalens nach A. Brauer.
A—C Spermatocyten I. Ordnung, *D—H* Spermatocyten II. Ordnung bezw. Spermatiden (*H*).

Besonders erwähnenswerth ist der Gegensatz, welchen die Spermatogonien zu den Spermatocyten I. Ordnung bieten, indem ihre Kerne nicht zwei, sondern vier längsgespaltene Kernschleifen enthalten (Fig. 336 *A* und *B*), auf welchen Unterschied wir später zurück zu kommen haben.

Gehen wir jetzt von den Spermatocyten I. Ordnung mit den beiden Vierergruppen im Kern aus, so sehen wir im Gegensatz zu dem Verhalten der Oocyten neben dem Kern deutliche Centrosomen auftreten (Fig. 337 *A*); die Kernmembran beginnt zu schwinden, achromatische Fasern erscheinen und ordnen sich regelmässig an, so dass die beiden Tetraden nunmehr die Aequatorialplatte einer Spindel bilden (Monaster-Stadium, Fig. 337 *B*). In dieser zeigt das Chromatin

durchaus das bei der ersten Richtungsspindel beobachtete Verhalten (Fig. 334 *D—G* p. 564), und auch die folgenden Stadien stimmen völlig überein. Je zwei Paare Chromatinkörner der Vierergruppen weichen aus einander (Dyaster-Stadium, Fig. 337 *C*); zwischen den hierdurch entstandenen beiden Tochterplatten haben sich die Verbindungsfasern gebildet, und schliesslich tritt die Theilung der Zelle ein. Damit sind die beiden Spermatocyten II. Ordnung entstanden.

Wie nach der Bildung des ersten Richtungskörpers die Kerne nicht in die Ruhe zurückkehren, sondern sofort die zweite Richtungsspindel gebildet wird, so wird auch hier jede der beiden Tochterplatten ohne Weiteres zur Aequatorialplatte der zweiten Reifungsspindel umgewandelt. Eine Andeutung hierfür war schon vorher in der Verdoppelung der Centrosomen gegeben (Fig. 337 *C*), jetzt treten die Spindelfasern auf, die übrig gebliebenen Zweiergruppen ändern ihre Lage (D und E), und jedes der beiden Chromatinkörnerpaare entfernt sich in entgegengesetzter Richtung von dem anderen (G), worauf die Theilung der Zelle eintritt und aus der Spermatocyte II. Ordnung die beiden Spermatiden entstanden sind (Fig. 337 *G* u. *H*). Jede von ihnen weist zwei ungetheilte Chromatinelemente im Kern auf, ganz so wie der Eikern und der zweite Richtungskörper (Fig. 334, *O* p. 564).

Völlig übereinstimmend liegen die Verhältnisse bei Asc meg. univalens, nur dass hier nur eine viertheilige Chromatingruppe vorhanden ist. Bemerkenswerth ist dabei, dass nach BRAUER's Beobachtung die Centrosomen zuerst im Innern des Kerns liegen und erst später nach aussen treten, wie dies neuerdings auch für ein ganz anderes Object, nämlich für die Oocyte I. Ordn. von Prostheceraeus durch GÉRARD (1901) angegeben wird. Die Bildung der ersten und zweiten Reifungsspindel, ihre Veränderungen und die Zelltheilungen verlaufen wie bei der Varietät bivalens. Dementsprechend kommt hier dem Kern der Spermatide nur ein einziges ungetheiltes Chromatinkorn zu.

Fassen wir den ganzen Vorgang kurz zusammen, so entstehen aus der Spermatocyte I. Ordnung durch Theilung zwei Spermatocyten II. Ordnung, und jede von diesen liefert zwei Spermatiden, so dass also im Ganzen vier Zellen gebildet werden. Jede von diesen vier Samenzellen ist dadurch ausgezeichnet, dass sie in ihrem Kern nur die Hälfte der Normalzahl der Chromosomen irgend einer Gewebszelle des betreffenden Thieres besitzt. Die Normalzahl der Chromosomen beträgt bei Asc. meg. univalens 2, bei bivalens 4*). Die gereiften Samenzellen enthalten nur 1 (bei univalens) bezw. 2 Chromosomen (bei bivalens).

Die hier besprochenen Vorgänge sind besonders durch E. VAN BENEDEN und JULIN (1884), O. HERTWIG (1890) und A. BRAUER (1892) eingehend studirt worden; später hat man die Samenreifung auch bei anderen Formen (besonders Arthropoden, Gastropoden und Vertebraten) untersucht, wovon noch die Rede sein wird. Die wichtigen Vergleichs-

---

*) Speciell für Ascaris bezw. für die Nematoden, bei denen der BOVERI'sche Diminutionsvorgang beobachtet wurde (vgl. p. 374 ff.), unterliegt dieser Satz insofern einer gewissen Schwierigkeit, als in den Somazellen die Chromosomen in eine Anzahl von Theilstücken zerfallen. Man sieht dann bei den Theilungen dieser Zellen eine grössere Zahl Chromatinkörner ganz wie Chromosomen auftreten. Ob sie freilich als solche aufzufassen sind oder eine bestimmte Anzahl von ihnen zu einer grösseren Einheit (dem Chromosoma) gehört, lässt sich aus den bisherigen Darstellungen dieses interessanten und wichtigen Vorgangs nicht entnehmen.

punkte zwischen Ei- und Samenreifung sind kurz nach einander von Platner (1889) und Boveri (1887—90) auf Grund ihrer Untersuchungen an verschiedenen Objecten (Lepidopteren, Gastropoden und Asc. megaloceph.) hervorgehoben worden, und O. Hertwig hat den Vergleich dann in seiner bekannten Untersuchung über die Ei- und Samenbildung der Nematoden (1890) noch eingehender begründet.

III. Vergleichung der Ei- und Samenreifung.

Aus den über die Ei- und Samenreifung angestellten Betrachtungen ergeben sich die Vergleiche fast von selbst und sind auch zum Theil schon vorher gezogen worden. Die Hauptpunkte sind dabei das Ausbleiben des Ruhestadiums zwischen den beiden Reifungstheilungen und die Reduction der chromatischen Substanz. Auf den ersten Blick scheint das Resultat der Theilungen in beiden Fällen ein recht verschiedenes zu sein, indem im weiblichen Geschlecht neben einer Zelle von dem enormen Umfang (der Eizelle) drei kleine rudimentäre Zellen (die drei Richtungskörper), im männlichen Geschlecht hingegen vier Zellen von gleicher Grösse (die vier Spermatiden) gebildet werden. Am besten lassen sich diese Verhältnisse durch zwei von Boveri entworfene schematische Darstellungen erläutern, welche wir desshalb hier neben einander stellen (Fig. 338 u. 339).

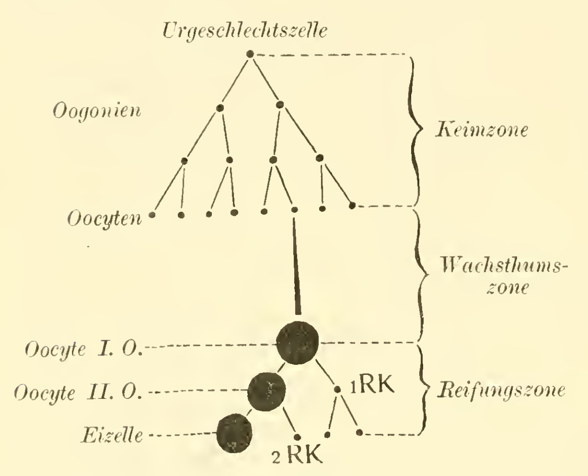


Fig. 338. Schema für die Herleitung der Eizellen aus den Keimzellen nach Boveri.

Boveri geht dabei aus von Urkeimzellen sowie den in der Keimzone liegenden Oogonien und Spermatogonien, die eine grosse und zwar im männlichen Geschlecht naturgemäss weit grössere Zahl von Theilungen als im weiblichen Geschlecht durchlaufen. Nach der letzten Theilung der Oogonien und Spermatogonien machen die durch diese Theilung entstandenen Oo- und Spermatocyten (in der Wachsthumszone) eine längere Ruheperiode durch, während welcher sie sich (ganz besonders im weiblichen Geschlecht) in mehr oder weniger bedeutendem Maasse vergrössern (Fig. 338 u. 339). Die herangewachsenen Oo- und Spermatocyten erfahren nun in der Reifungszone die beiden Reifungstheilungen.

Die gewöhnlich schon als Ei, besser aber als Oocyte I. Ordnung oder Eigrossmutterzelle bezeichnete weibliche Zelle (vgl. hierzu p. 293) liefert in Folge der ersten Reifungstheilung die grosse Eimutterzelle und den ungleich kleineren ersten Richtungskörper. Indem diese beiden Oocyten II. Ordnung sich wieder theilen, entsteht die end-

giltige (gereifte) Eizelle und der zweite Richtungskörper, sowie das Theilungsproduct des ersten Richtungskörpers (Fig. 338 u. 326 *C—F* p. 546).

Ein Vergleich dieser Vorgänge mit den im männlichen Geschlecht sich vollziehenden zeigt ohne Weiteres die Uebereinstimmung (Fig. 339 u. 337). Die Spermatocyte I. Ordnung theilt sich in diejenigen II. Ordnung, und diese liefern die Spermatiden. Im männlichen wie im weiblichen Geschlecht entstehen durch einen ganz entsprechenden Process je vier Zellen, die definitiven Genitalzellen, von denen im weiblichen Geschlecht allerdings drei rudimentär sind. (Fig. 337 und Fig. 326 u. 327.) Das letztere Verhalten ist darauf zurück zu führen, dass die weiblichen Keimzellen, welche einen Theil des zur Ausbildung des Embryos erforderlichen Materials erhalten, so umfangreich geworden sind, und dafs daher, um sie ausbilden zu können, von je vier Zellen drei zu Gunsten der einen zurücktreten müssen (vgl. hierzu auch p. 558). Bei den männlichen Keimzellen, die sämtlich recht gering an Umfang bleiben, ja zur möglichsten Vermehrung ihrer Zahl ganz besonders klein erwünscht sind, verhält sich dies anders; bei ihnen können desshalb alle vier Zellen als functionirende Zellen ausgebildet werden.

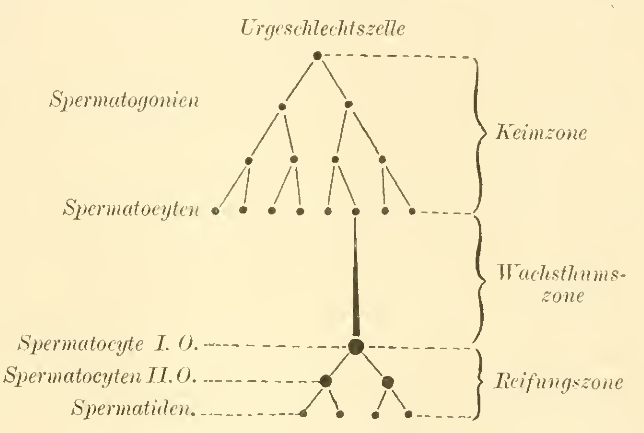


Fig. 339. Schema für die Herleitung der Spermatiden aus den Keimzellen nach Boveri.

Verlaufen hauptsächlich in Folge dieses letzteren Verhaltens die Vorgänge in beiden Fällen äusserlich etwas different, so befinden sich doch die inneren, an den Kernen auftretenden Erscheinungen in voller Uebereinstimmung und lassen die entstandenen Zellen als völlig gleichwerthig erscheinen. In beiden Fällen führen sie zu einer Reduction der Chromosomen an Zahl und Masse, wobei wir zunächst unberücksichtigt lassen, zu welcher Zeit diese Reduction und besonders diejenige der Chromosomenzahl auftritt. Als Thatsache dürfen wir es jedenfalls betrachten, dass sowohl die gereiften männlichen wie weiblichen Genitalzellen nur die Hälfte der normalen Chromosomenzahl besitzen, und dass dieser Verlust erst bei der Befruchtung durch die Vereinigung der beiden Geschlechtszellen bezw. ihrer Kerne ausgeglichen und die Normalzahl wieder hergestellt wird.

Die theoretische Bedeutung dieser Vorgänge ist zum Theil schon früher, besonders bei der Behandlung der Frage nach dem Wesen der Richtungskörper (p. 553 ff.), besprochen worden, zum Theil werden wir bei Behandlung des Reductionsproblems und der Befruchtung darauf zurück zu kommen haben (p. 607 ff. u. 696 ff).

IV. Die Reifungstheilungen im Hinblick auf die Reductionsfrage.

Um eine zu grosse Häufung des Chromatins zu vermeiden, wie sie in Folge der Summirung der Chromatinmenge des männlichen und weiblichen Kerns bei der Befruchtung eintreten würde, findet in beiden Kernen bereits vor der Befruchtung eine Verminderung des Chromatins statt, welche sich sowohl in einer Reduction der Masse wie auch der Zahl der Chromosomen äussert, wie dies bereits am Ende des vorigen Abschnittes erwähnt wurde. Die Frage, zu welcher Zeit und in welcher Weise diese Reduction erfolgt, ist von den einzelnen Autoren für die von ihnen untersuchten Objecte in sehr verschiedener Weise beantwortet worden. Wenn man anfänglich geneigt war, eine gewisse Einheitlichkeit der am Chromatin der Geschlechtskerne sich abspielenden Vorgänge zu erwarten, so müssen die im Verlauf des vergangenen Jahrzehnts gewonnenen Ergebnisse vielmehr so aufgefasst werden, dass die vorausgesetzte Uebereinstimmung nicht vorhanden ist, sondern bei den verschiedenen Objecten allem Anschein nach recht weitgehende Differenzen bestehen.

Am besten behandelt man die Untersuchungen, welche sich mit den Reifungserscheinungen und speciell mit dem Verhalten des Chromatins beschäftigen, unter drei Kategorien, wie dies von Seiten Häcker's geschieht (1898 und 1899), der einen Boveri'schen, Weismann'schen und Korschelt'schen Reductionsmodus unterscheidet. Wir schicken den von Boveri voraus, weil er dem Begriff der Mitose am meisten entspricht, und um eine solche (zweimalige) mitotische Theilung handelt es sich bei der Ei- und Samenreifung, wie bereits weiter oben gezeigt wurde (Fig. 323—334, sowie 336 u. 337). Wir möchten diesen Modus daher als die eumitotische Reifungstheilung bezeichnen und ihm den anderen als die pseudomitotische Reifungstheilung gegenüber stellen.

Zum besseren Verständniss des Folgenden muss im Voraus bemerkt werden, dass man der chromatischen Substanz der Geschlechtskerne in so fern eine ganz besonders wichtige Bedeutung beigelegt hat, als man in ihr diejenige Substanz erblickte, welche der Träger der vererblichen Eigenschaften ist. Diese Auffassung ist ganz besonders von Weismann vertreten worden, welcher jene Substanzen innerhalb der Kernschleifen in einer sehr regelmässigen Weise angeordnet sein liess und sie sich im Faden hinter einander liegend dachte, entsprechend einer häufig an den Chromosomen wahrnehmbaren Zusammensetzung aus an einander gereihten kleinen Körnchen. Zum Wesen der mitotischen Theilung, in so weit wenigstens die chromatische Substanz in Betracht kommt, gehört die Längsspaltung der Chromosomen vor der beginnenden Theilung und Trennung der gespaltenen Hälften von einander. Diese Längsspaltung spielt nun auch eine wichtige Rolle bei den Reifungstheilungen, und Weismann stellte sich den Vorgang bei der Längsspaltung so vor, dass die der Länge nach im Chromosoma angeordneten Chromatinportionen durchgetheilt und somit in gleicher Zahl auf jede der beiden Spalthälften übernommen werden. Diese Art der Theilung, welche zur Bildung zweier identischen Chromosomen führt, bezeichnet man nach Weismann als **Aequationstheilung**. Ihr gegenüber steht die **Reductionstheilung**,

die sich in so fern nicht dem gewöhnlichen Schema der Karyokinese einordnen lässt, als bei ihr die Längsspaltung der Chromosomen unterbleibt und diese selbst, d. h. ganze, ungetheilte Chromosomen, auf die beiden Tochterplatten vertheilt werden. Es wird dadurch nicht nur die Masse des Chromatins, sondern auch die Zahl der Chromosomen und zwar diese auf die Hälfte reducirt, ausserdem aber nach WEISMANN's Auffassung auch eine qualitative Verschiedenheit der beiden durch diese Theilung entstandenen Kerne herbeigeführt, indem die verschiedenen auf sie vertheilten Chromosomen von differenter Zusammensetzung sind.

Da der Begriff der Aequations- und Reductionstheilung bei den meisten der hier in Frage kommenden Untersuchungen eine Rolle spielt, so musste derselbe zunächst erörtert werden, ohne dass damit einer Beantwortung der Frage nach dem Wesen der Reduction vorgegriffen werden sollte; die Behandlung dieser Frage, wie und wann die Reduction stattfindet, soll vielmehr erst jetzt erfolgen.

1. Die eumitotische Reifungstheilung.

Auf Grund seiner Untersuchungen an Ascaris und anderen Formen vertritt BOVERI mit Entschiedenheit den Standpunkt, dass die Zahlenreduction der Chromosomen nicht während der Reifungstheilungen und durch dieselben, sondern vielmehr vorher erfolgt, indem die Zahl der in den Oocyten und Spermatocyten I. Ordnung auftretenden Chromosomen bereits eine um die Hälfte verminderte ist. So findet BOVERI in dem Keimbläschen von Asc. meg. bivalens, welches sich zum Uebergang in die erste Richtungsspindel vorbereitet, nicht die der Normalzahl entsprechende Zahl von 4 Chromosomen, sondern nur deren zwei, diese jedoch in Gestalt von Vierergruppen. Seine Auffassung der letzteren geht dahin, dass sie durch doppelte Längsspaltung je eines Chromosoma entstanden sind. Will man die Zusammensetzung der Chromosomen durch eine Formel ausdrücken, wie es nach dem Vorgang HÄCKER's zu geschehen pflegt, so würde dieselbe für die vier zweitheiligen Chromosomen der Oogonien und Spermatogonien lauten $\frac{a}{a}$, $\frac{b}{b}$ etc. und für die zwei viertheiligen Chromosomen der Oocyten und Spermatocyten $\frac{a|a}{a|a}$, $\frac{b|b}{b|b}$ (BOVERI.)

In den Oocyten und ebenso in den Spermatocyten ist also nicht nur die erste, sondern auch die zweite Reifungstheilung im Verhalten des Chromatins vorbereitet, was desshalb ohne Weiteres der Fall sein kann, weil der Kern ja nach der vollzogenen ersten Theilung nicht in die Ruhe zurück kehrt, sondern sofort in die zweite Reifungstheilung übergeht. Bei der ersten Theilung wird von jedem Chromosoma ein Stäbchen- bezw. Körnerpaar abgetrennt (Fig. 334 *F—J* und 337 *B* u. *C*, p. 564 u. 568), bei der zweiten Theilung das noch übrige Paar in die beiden Körner zerlegt (Fig. 334 *L—N* u. 337 *D—H*). War die Vierergruppe durch eine zweimalige Längsspaltung entstanden, so erscheinen beide Reifungstheilungen als echte Mitosen, bei denen die Chromosomen in die beiden Spalthälften zerlegt werden. Eine Reduction der Chromosomenzahl fand jedoch, wie man sieht, während der Reifung nicht statt, da die Zahl eben schon vorher reducirt war.

Auf welche Weise sie erfolgt, ist schwer zu sagen, und diese Frage konnte auch von Boveri nicht zur Entscheidung gebracht werden; sicher ist, dass Oogonien und Spermatogonien die Normalzahl der Chromosomen aufweisen (Fig. 336, *A* u. *B*), die Reduction also jedenfalls bei der Vorbereitung zur Oocyten- bezw. Spermatocytentheilung erfolgen muss.

Die durch eine zweimalige Längsspaltung entstandenen Vierergruppen fand Boveri auch bei mehreren anderen Thierformen (Tiara, Sagitta und einigen Heteropoden) auf.

Mit den von Boveri vorzugsweise an den weiblichen Keimzellen von Ascaris gewonnenen Ergebnissen lassen sich im Ganzen auch die von O. Hertwig und besonders diejenigen A. Brauer's vereinigen, welche sich hauptsächlich auf die Reifung der Samenzellen beziehen. O. Hertwig's Befunde oder besser seine Deutungen sind in so fern abweichend, als er die vier Stäbchen einer Gruppe als selbstständige Chromosomen ansieht; bezüglich der Entstehung dieser vier Stäbchen darf man jedoch seine Darstellung als mit der von Boveri übereinstimmend betrachten. Ganz zweifellos ist dies aber der Fall mit den Resultaten von Brauer.

Während in den Spermatogonien von Asc. meg. bivalens nach Brauer's Untersuchungen ein einfach gespaltener Kernfaden auftritt, der dann in zwei und später in vier Theilstücke zerfällt (Fig. 336 *A*, *B*), findet sich in den Spermatocyten ein doppelt gespaltener Kernfaden, der jedoch nur in zwei Theilstücke zerlegt wird, so dass in Folge des Unterbleibens der einen Quertheilung die reducirte Zahl der Chromosomen hergestellt ist. Brauer's Befunde beanspruchen auch in so fern ein besonderes Interesse, als er die Entstehung des zweitheiligen Kernfadens der Spermatogonien und des viertheiligen Fadens der Spermatocyten noch weiter zurück verfolgt und den ersteren aus zweigespaltenen, den letzteren aus viergespaltenen Chromatinkörnern entstehen lässt (Fig. 336 *C*), die sich der Länge nach an einander ordnen.

Dadurch, dass die Spaltung der Chromosomen auf ein früheres Stadium der Kernstructur, nämlich auf die Anordnung und Theilung der Mikrosomen, zurückgeführt wird, ist die Auffassung der Vierergruppen wesentlich erschwert. Die an diesen feinsten Kernstructuren sich abspielenden Vorgänge lassen sich mit den uns zur Verfügung stehenden optischen Hilfsmitteln kaum oder überhaupt nicht mehr genau controlliren, so dass die dafür gegebenen Deutungen naturgemäss an Sicherheit verlieren. So wird denn auch auf Grund solcher Untersuchungen über die feinere Kernstructur der Oogonien und Oocyten von Ascaris meg. die Entstehung der zwei- und viergespaltenen Chromosomen anders aufgefasst (Sabaschnikoff [1897]). Im Endergebniss, d. h. hinsichtlich des Baus der Chromosomen stimmen die Befunde an den weiblichen Zellen (Sabaschnikoff) mit den von Brauer an den männlichen Geschlechtszellen gewonnenen sehr gut überein, und auch die Bilder der früheren Stadien sind bei beiden Autoren recht ähnliche, während jedoch Brauer die zwei- und viertheiligen Körnergruppen durch ein- und zweimalige Theilung eines Mikrosoms entstehen lässt, hält Sabaschnikoff die Aneinanderlagerung einzelner Körnchen zur Bildung der Zweier- und Vierergruppen für wahrscheinlicher. Die Formeln für die Zweier- und Vierergruppen würden sodann nicht mehr $\frac{a}{a}$ und

$\frac{a | a}{a | a}$, sondern $\frac{a}{b}$ und $\frac{a | c}{b | d}$ sein. Träfe die letztere Auffassung das Richtige, so könnte bei den durch Zusammenreihen der viertheiligen Körnergruppen entstandenen Chromosomen nicht mehr von einer doppelten Längsspaltung die Rede sein, die freilich an und für sich schon als zweifelhaft angesehen werden muss, sobald sich der Faden nicht als solcher der Länge nach spaltet, sondern aus bereits getheilten Körnern zusammengesetzt wird. Die theoretische Auffassung der mehrtheiligen Chromosomen muss durch die Entstehung aus einzelnen Mikrosomen oder selbst Mikrosomengruppen wesentlich beeinflusst werden, wovon weiter unten (p. 611) noch die Rede sein soll.

Wie Brauer u. Sabaschnikoff den viertheiligen Chromatinfaden durch Aneinanderlagerung von Körnchen bezw. winzigen Vierergruppen (Brauer) entstehen lassen, so ist dies auch später für andere Formen angegeben worden, und wir weisen in dieser Beziehung auf die neue Publication von Schönfeld (1901) über die Spermatogenese des Stiers hin. In ihr werden in den Spermatocyten 1. Ordnung kleine, viertheilige Chromatingruppen beschrieben, die vereinzelt im Kern liegen und ähnlich, wie Brauer es auffasst, durch Theilung einzelner Körnchen entstanden sind; sie ordnen sich dann später zur Bildung des Chromatinfadens im Spiremstadium zusammen.

Man hat überhaupt neuerdings den Vorbereitungsstadien der Reifungstheilungen wie auch denjenigen der Spermatogonien und Oogonien eine weitgehende Aufmerksamkeit gewidmet, wobei man auf das Synapsisstadium von Moore, d. h. jene eigenthümliche Verdichtung der chromatischen Substanz im Kerninnern, sowie die ihm vorangehenden und darauffolgenden Stadien ein besonderes Gewicht legte. Vielleicht darf erwartet werden, dass von einer derartigen genauen Verfolgung der am Chromatin sich abspielenden Umwandlungen auch eine Antwort auf die Frage nach dem Vollzug der Zahlenreduction der Chromosomen zu gewinnen ist, wenn dieselbe vor dem Ablauf der Reifungstheilungen erfolgt. Wir sind hier nicht in der Lage, auf die Ergebnisse dieser Untersuchungen näher einzugehen, sondern verweisen ausser auf die älteren Arbeiten von Moore und Häcker nur auf einige neuere Publicationen, welche sich in sehr eingehender Weise mit diesen Fragen beschäftigen, nämlich Carnoy und Lebrun (1900), Eisen (1900), v. Winiwarter (1901), Janssens (1902) Schönfeld (1901), Woltereck (1898), Giardina (1901 u. 1902) u. A.

Die von Boveri vertretene Auffassung der Reifungstheilungen hat in den letzten Jahren auffallender Weise eine Bestätigung gerade bei ganz verschiedenartigen Objecten und zwar speciell bei den Wirbelthieren und bei den Phanerogamen erfahren. Man würde hieraus auf eine allgemeine Giltigkeit dieses Vorgangs zu schliessen geneigt sein, wenn nicht bei anderen thierischen und auch bei verschiedenen pflanzlichen Objecten ein abweichender Modus der Reifungstheilung beobachtet worden wäre. Ganz ausserordentlich erschwert wird die Beurtheilung dieser Vorgänge dadurch, dass die Chromosomen in den vorbereitenden Stadien und während der Reifungstheilungen eine recht mannigfaltige Gestalt annehmen

können, die denn auch thatsächlich sehr verschiedenartige Deutungen erfahren hat.

In den Spermatocyten des Salamanders fand FLEMMING (1887 u. 1888) jene characteristischen und abweichend gestalteten Kerntheilungsfiguren auf, welche er als heterotypische bezeichnete; für sie ist kennzeichnend, dass die beiden Hälften der schon früh gespaltenen, hufeisenförmigen Chromosomen mit ihren Enden vereinigt bleiben und dadurch ringförmige Chromosomen zu Stande kommen, die übrigens auch an einer Seite offen, 8 erförmig gebogen und sonst noch von verschiedener Gestalt sein können (Fig. 340, 345). Solche Chromatinfiguren treten uns ausser beim Salamander noch bei verschiedenen anderen Amphibien entgegen, die unter den Wirbelthieren wegen ihrer grossen Chromatinelemente mit Vorliebe zum Studium der Reifungserscheinungen benutzt wurden, abgesehen von einigen auf die Selachier bezüglichen Untersuchungen.

A B C D

Fig. 340. Erste (*A*, *B*) und zweite Reifungstheilung (*C*, *D*) der Spermatocyten von Amphiuma nach MC GREGOR.

In recht ausgesprochener Weise tritt uns der Typus der eumitotischen Reifungstheilungen nach den Beobachtungen von MEVES (1896) und MC. GREGOR (1899) bei Salamandra und Amphiuma entgegen. Die Zahl der Chromosomen ist hier bei der Theilung der Spermatogonien die Normalzahl 24, dagegen gehen aus dem Chromatingerüst der Spermatocyten I. Ordnung nur 12 Fadenabschnitte hervor. Wir haben also hier bereits die reducierte Zahl vor uns, ganz wie dies BOVERI und BRAUER von Ascaris beschrieben. Die 12 Fäden erfahren eine Längsspaltung und verkürzen sich zu hufeisen- oder V-förmigen Schleifen. Wenn die beiden Spalthälften eines solchen Chromosoms sich von einander trennen, so thun sie dies nicht vollständig, sondern bleiben zunächst mit den Schenkelenden vereinigt, wobei sich an diesen knopfförmige Verdickungen bilden, oder aber die Vereinigung betrifft sogar ein grösseres Stück der Schenkel, welches dann hakenförmig absteht (Fig. 340 *A*). Man hat also ringförmige Chromosomen vor sich, und diese erste Reifungstheilung ist eine heterotypische. Wenn die beiden Hälften des Rings sich als V-förmige Chromosomen von einander getrennt haben, erfahren sie alsbald eine abermalige Spaltung (Fig. 340 *B*), durch welche also bereits die Vorbereitung für die nächste Mitose gegeben ist. Diese, die zweite Reifungstheilung,

ist eine homöotypische Theilung; die gespaltenen Chromosomen werden in die Spindel einbezogen (Fig. 340 *C*), und die Trennung der Spalthälften, sowie das Auseinanderweichen gegen die Pole erfolgen auf die gewöhnliche Weise (Fig. 340 *D*). Jede Tochterplatte der Spindel enthält jetzt 12 ungespaltene, V-förmige Chromosomen, welche in die Kerne der beiden Spermatiden übergehen.

Nach dieser Darstellung hat eine zweimalige Aequationstheilung stattgefunden, von einer Reductionstheilung kann nicht gesprochen werden; die Reduction der Chromosomenzahl ist vielmehr bereits vor dem Uebergang in die erste Reifungstheilung erfolgt, wie das Auftreten der halben Normalzahl bei dieser zeigt.

Eine Bestätigung der von Meves und Mc. Gregor beobachteten zweimaligen Längsspaltung bringen die ebenfalls an den Spermatocyten von Amphibien (Triton und Batrachoseps) angestellten Untersuchungen von Janssens (1900 u. 1902) und Eisen*) (1900). Nach Janssens Darstellung tritt die zweite Längsspaltung schon sehr früh auf, wenn die (bereits gespaltenen) Chromosomen noch eine ziemlich bedeutende Länge aufweisen; sie verschwindet dann wieder, um bei der Reifungstheilung als Spaltung der hufeisenförmigen Chromosomen wieder zum Ausdruck zu kommen.

Zu dem gleichen Ergebniss (dem Nachweis einer doppelten Längsspaltung) führten auch die von v. Ebner (1899) und v. Lenhossek (1898) an der Ratte ausgeführten spermatogenetischen Untersuchungen; v. Ebner hebt ganz besonders hervor, dass für das Vorhandensein einer Reductionstheilung im Sinne Weismann's keinerlei Anhaltspunkt vorliege. Von beiden Autoren werden Ringbildungen beschrieben; die erste Reifungstheilung verläuft nach dem heterotypischen Modus, die zweite ist eine homöotypische. Als sehr auffallend ist hervorzuheben, dass nach den übereinstimmenden Beobachtungen v. Lenhossek's und v. Ebner's zwischen die beiden Reifungstheilungen sich ein Ruhestadium einschiebt.

Die von Meves und Mc. Gregor für Salamandra und Amphiuma gegebenen Darstellungen sind wie auch die von Janssens und Eisen (für Triton und Batrachoseps) sehr bestimmt gehalten und werden ebenso entschieden im Sinne der eumitotischen Reifungstheilung gedeutet. Dies geschieht zwar auch von Seiten Kingsbury's (1900) für den amerikanischen Salamander, Desmognathus fusca, aber doch mit einem geringeren Grade von Sicherheit und zwar Letzteres desshalb, weil die in Verbindung mit der heterotypischen Theilung auftretenden Chromatinfiguren complicirter und daher schwerer zu erklären sind. Sie lassen immerhin die Möglichkeit einer Deutung im Sinne des pseudomitotischen Theilungsmodus zu. Es darf auch nicht verschwiegen werden, dass eine derartige Deutung ebenfalls für die zweite Reifungstheilurg in der Spermatogenese von Salamandra maculosa gegeben worden ist (vom Rath) und dass die im Hoden dieses Thieres wie auch beim Frosch vorkommenden Vierergruppen als doppelte (durch eine Längsspaltung und eine Quertheilung entstandene) Chromosomen aufgefasst wurden, woraus die

---

*) Im Uebrigen gibt Eisen eine ausserordentlich detaillirte Darstellung der mitotischen Vorgänge in den verschiedenen Stadien und Zellen der Spermatogenese von Batrachoseps, welche mehr in das Gebiet der Zellenlehre gehört, und die daher für uns weniger in Betracht kommt.

obige Deutung der zweiten Reifungsmitose als Reductionstheilung resultirt. Dem ist entgegen gehalten worden, dass derartige Theilungsstadien nicht normaler Natur seien und die durch sie entstandenen Zellen regelmässig der Degeneration verfielen. (MEVES.)

Neuerdings ist übrigens von H. KING (1901) für Bufo der Verlauf der Reifungstheilungen des Eis nach dem Typus der pseudomitotischen. und zwar speciell der Präreductionstheilung beschrieben worden, wovon weiter unten (p. 598 u. 599) noch die Rede sein soll.

Wie bei den Amphibien hat man auch bei den Selachiern den eumitotischen Typus für beide Reifungstheilungen angenommen. Hier tritt besonders MOORE (1896) bezüglich der Spermatogenese sehr entschieden für eine zweimalige Längspaltung, also für eine blosse Aequations-, keine Reductionstheilung ein. Für das Fehlen der letzteren spricht sich auch RAWITZ (1898) aus, obwohl dessen Auffassung von der gewöhnlichen abweicht und seine Darstellung weniger als die von MOORE für die Entscheidung der Frage genügt. Bei der ersten Reifungstheilung der Selachier tritt eine Ringbildung der Chromosomen auf, und diese als gespaltene Chromosomen aufzufassenden Ringe scheinen in ganz ähnlicher Weise wie beim Salamander (Fig. 340 *A*) in die erste Reifungsspindel einzutreten. Während die erste Längsspaltung deutlich ausgeprägt ist, kann man dies für die zweite nicht behaupten, und es ist daher erklärlich, dass die von MOORE bei den Vorbereitungsstadien zur ersten Reifungstheilung abgebildeten Chromatinfiguren, welche mit denjenigen Vierergruppen die grösste Aehnlichkeit besitzen, wie sie bei Formen mit Reductionstheilung vorkommen, thatsächlich als solche in Anspruch genommen werden und dementsprechend der ganze Vorgang im Sinne der pseudomitotischen Reifungstheilung aufgefasst wird. (V. HÄCKER [1898].)

Noch weit schwerer verständlich und einer sehr verschiedenartigen Deutung zugänglich sind die Bildungs- und Umbildungsvorgänge des Chromatins, wie sie CARNOY und LEBRUN von den Reifungserscheinungen der Eier bei den Tritonen beschreiben. Nach den genannten Autoren würde auch hier eine doppelte Längsspaltung der Chromosomen auftreten, und thatsächlich werden von ihnen Bilder gegeben, welche mit den Ringchromosomen der ersten (heterotypischen) Reifungstheilung beim Salamander (Fig. 340 *A*), und andere, welche mit den gespaltenen, hufeisenförmigen Chromosomen der zweiten (homöotypischen) Reifungstheilung recht gut übereinstimmen (Fig. 340 *B*), aber andererseits treten auch Bilder auf, die sich im Sinne der Reductionstheilung verwerthen lassen. Es finden sich Chromosomen von Kreuzform und Vierergruppen von ähnlicher Gestalt, wie sie soeben von den Selachiern erwähnt wurden. Die Bilder sind sehr mannigfaltige und es kommt darauf an, ihre Aufeinanderfolge in der richtigen Weise zu deuten. Hierin besteht aber gerade die Schwierigkeit, und es scheint etwas zweifelhaft, ob in diesem Fall der Beweis für das Vorhandensein einer doppelten Längsspaltung geliefert ist, obwohl eine Reihe der mitgetheilten Bilder in Folge ihrer Uebereinstimmung mit den von den Salamandern bekannten Stadien dafür zu sprechen scheint. Uebrigens ist auch bei diesen Untersuchungen die Auffassung vom Verhalten des Chromatins eine von den Ergebnissen anderer Autoren vielfach abweichende und steht zu deren Deutung bezüglich einer Reihe von Punkten, speciell auch im Hinblick auf die Reductionsfrage, im schroffen Widerspruch.

In den soeben erschienenen beiden sehr eingehenden Publicationen von LEBRUN (1902), welcher die Eireifung verschiedener Amphibien

(Rana, Bombinator, Bufo, Triton, Diemyctilus) behandeln und die wir noch kurz berücksichtigen können, werden die im Verein mit CARNOY ausgeführten Untersuchungen in der Richtung weitergeführt, dass ausser den achromatischen Substanzen den Chromatinfiguren eine besondere Aufmerksamkeit geschenkt wird. Auch hier finden sich derartige Chromatinfiguren, wie sie von verschiedenen Thierformen beschrieben wurden, bei denen eine der Reifungstheilung als Reductionstheilung verlaufen soll, doch tritt LEBRUN in Uebereinstimmung mit den oben genannten Autoren (MEVES, MC. GREGOR, EISEN, JANSSENS), welche an ähnlichen Objecten arbeiteten, für eine doppelte Längsspaltung der Chromosomen ein. Auf die Gestaltung der Chromosomen selbst, d. h. auf die verschiedenen Figuren, die uns hier entgegen treten, möchte LEBRUN kein so grosses Gewicht mehr legen, wie es von Seiten der meisten Autoren geschieht, sondern er ist der Ansicht, dass verschiedenartig gestaltete Chromosomen die nämlichen Veränderungen durchlaufen können. Die recht differenten Chromatinfiguren der Reifungstheilungen bei den Amphibien und anderen Thierformen sind nur vorübergehende Stadien, die durchlaufen werden müssen, um die endgiltige Hufeisenform der Chromosomen zu erreichen, welche für die Mechanik der Theilung und deren genaue Durchführung (Halbierung der Chromosomen) nöthig sein dürfte. Die Reduction selbst ist nach LEBRUN's Auffassung nur eine quantitative (vgl. p. 573 und 607).

Von einer zweimaligen Längsspaltung spricht neuerdings SINÉTY (1901) bei Objecten (Orthopteren), deren Reifungstheilungen man bisher recht abweichend hiervon auffasste (p. 585 u. 587). Obwohl die von ihm erhaltenen Bilder mit denen von MC. CLUNG (1900) sehr übereinstimmen, welcher jedoch für eine Längsspaltung bei der ersten Reifungstheilung und eine Quertheilung bei der zweiten eintritt, vermag er sich dieser Auffassung nicht anzuschliessen, sondern die Uebereinstimmung der Chromatinfiguren mit anderen, für welche eine zweimalige Längsspaltung angegeben wird, z. B. den pflanzlichen Objecten, bestimmt SINÉTY, wie gesagt, zu dieser Deutung der Bilder. Wir werden auf seine Auffassung weiter unten (p. 587) nochmals zurück zu kommen haben.

Einen sehr entschiedenen Standpunkt im Hinblick auf die Reductionsfrage nehmen die in letzter Zeit auf botanischem Gebiet über die Reifungserscheinungen ausgeführten Untersuchungen ein, indem sie lebhaft für das Vorhandensein einer zweimaligen Längsspaltung eintreten. Die im Embryosack oder bei der Pollenbildung beobachteten Bilder stimmen mit den zuletzt von uns besprochenen vielfach überein, da auch hier eine heterotypische Theilung mit recht ähnlich gestalteten Chromosomen auftreten und auf sie eine homöotypische Theilung folgen kann. Die Verhältnisse würden also ganz ähnlich liegen, wie sie besonders von den Amphibien dargestellt wurden. Die Zahlenreduction der Chromosomen erfolgt bereits vor den beiden Reifungstheilungen im Embryosack oder bei der Pollenbildung; schon bei der ersten Reifungstheilung weisen die (ebenfalls durch Spaltung entstandenen) Tochterchromosomen die zweite Längsspaltung auf, in welcher bereits die weitere Theilung vorbereitet erscheint. Es handelt

sich also um eine zweimalige Aequationstheilung; eine Reductionstheilung im Sinne der Zoologen findet nicht statt. Ihren entschiedensten Ausdruck findet diese Auffassung in den Arbeiten (und besonders in einer erst vor Kurzem [1900] erschienenen sehr eingehenden und über eine grössere Reihe von pflanzlichen Objecten sich erstreckenden Untersuchung) von Strasburger.

Aehnlich wie auf zoologischem Gebiet hat es auch hier an Widerspruch nicht gefehlt, indem zwar die erste Reifungstheilung als eine Aequations-, die zweite aber als eine Reductionstheilung aufgefasst wurde (Jshikawa [1897], Belajeff [1898]). Wie bei den zoologischen so treten auch bei den pflanzlichen Objecten während der beiden Reifungstheilungen Chromatinfiguren von complicirter Bauart auf, die eine so verschiedenartige Deutung erklärlich erscheinen lassen oder wie die mit den betreffenden zoologischen Objecten sehr übereinstimmend gebauten Vierergruppen geradezu herausfordern (Häcker [1898]). Hier wie auf zoologischem Gebiet hat es sich übrigens ereignet, dass die gleichen oder verwandte Objecte durch die einzelnen Autoren in verschiedener Weise gedeutet wurden, und als völlig klargestellt können diese Vorgänge auch hier nicht betrachtet werden. Jedenfalls spricht aber die Mehrzahl der Beobachtungen an botanischen Objecten für die Geltung des eumitotischen Typus der Reifungstheilungen, und diese Auffassung erfreut sich jedenfalls zur Zeit des bedeutend stärkeren Uebergewichts (Strasburger [1900], Guignard [1899], Mottier [1897], Farmer und Moore [1896 und 1898] Eth. Sargant [1897], Juel [1900] u. A.).

2. Die pseudomitotische Reifungstheilung.

Obwohl das Vorkommen des eumitotischen Typus der Reifungstheilung bei so ganz verschiedenartigen Formen wie einer Reihe von systematisch weit aus einander stehenden Metazoen und andererseits bei ebenfalls ganz verschiedenartigen Vertretern des Pflanzenreichs eine allgemeine Giltigkeit dieses Theilungsmodus zu verbürgen scheint, so liegt dennoch keinerlei Grund vor, an der Richtigkeit derjenigen Beobachtungen zu zweifeln, nach welchen die Reifungstheilungen in einer principiell recht verschiedenen Weise, d. h. nach dem pseudomitotischen Typus verlaufen, wobei die erste Theilung durch Längsspaltung, die zweite durch Quertheilung des Chromatinfadens (Aequation und Reduction) erfolgt. Die Beobachtungen sind zum Theil so exacter Natur und die Darstellung eine so klare, dass man entschieden genöthigt ist, vorläufig die Giltigkeit dieses abweichenden Modus der Reifungstheilung anzunehmen, so lange nicht neue Funde engere Bindeglieder zwischen den beiden Typen kennen lehren oder überhaupt eine ganz andersartige Auffassung derselben mit sich bringen.

Die Befunde über den pseudomitotischen Verlauf der Reifungstheilungen sind zuerst und in besonderer Klarheit an Arthropoden gewonnen worden (Rückert [1893 u. 1894], Häcker [1892—95], vom Rath [1892—95]), auf welche Thierformen sich auch bisher nicht nur die grössere Zahl, sondern auch die am meisten sichergestellten dieser Beobachtungen beziehen. Indessen ist die Reductionstheilung dann auch bei anderen Formen (Turbellarien, Anneliden, Gastropoden) aufgefunden und, wie wir schon hörten, auch für einige botanische Objecte beschrieben worden. Wo man sie auch für Vertebraten beschrieb (besonders beim Salamander nach vom Rath),

muss ihr Vorkommen als recht zweifelhaft angesehen werden, da für die gleichen oder verwandte Objecte von anderen Autoren in zwar nicht völlig, aber doch principiell ziemlich übereinstimmender Weise der eumitotische Typus der Reifungstheilung angegeben wird.

Nach den bisher vorliegenden Untersuchungen muss bei der pseudomitotischen Reifungstheilung unterschieden werden, ob die „Reductions-“ der „Aequationstheilung“ nachfolgt, wie dies in der Mehrzahl der Fälle stattzufinden scheint oder ihr voraus geht. Im ersteren Fall sprechen wir von einer Postreductionstheilung, im letzteren von einer Praereductionstheilung. Es ist nicht unmöglich, dass diesen Typen der Reifungstheilung noch ein anderer hinzuzufügen ist, bei welchem beide Theilungen als Reductionstheilungen aufzufassen sind (vgl. p. 601).

Bezüglich der Benennungen der beiden Typen der pseudomitotischen Reifungstheilung als Prae- und Postreductionstheilung sei uns die Bemerkung gestattet, dass dieselben zwar weniger correct gebildet, aber dafür, wie uns scheinen will, ganz bezeichnend sind. Man könnte die Reifungstheilung mit vorhergehender Reduction vielleicht als protogenetische und die mit nachfolgender Reduction als deuterogenetische Reductionstheilung bezeichnen, doch bliebe auch dabei der Fehler der ersten Benennung bestehen, dass unter der Bezeichnung „Reductionstheilung“ zwei Vorgänge zusammengefasst werden, von denen der eine thatsächlich eine „Aequationstheilung“ ist. Wir möchten trotz dieser gewissen Incorrectheit die zuerst vorgeschlagenen Benennungen festhalten, da sie unseres Erachtens ohne Weiteres erkennen lassen, welche Combination der Reifungstheilungen unter diesem Titel zusammengefasst wird.

A. Die Postreductionstheilung.

Wenn die eumitotische Reifungstheilung als mit Sicherheit für eine grössere Zahl von Objecten festgestellt betrachtet werden darf, so muss man auch von diesem Typus sagen, dass die ebenfalls an verschiedenartigen Objecten ausgeführten Beobachtungen für das thatsächliche Bestehen einer solchen abweichenden Form der Reifungstheilung sprechen, und dass dieser Modus neben jenem der am häufigsten und sichersten beobachtete ist.

Als hauptsächlichstes Object für diese Form der Reifungstheilung sind die Copepoden voran zu stellen, bei deren Eireife diese Vorgänge wiederholt und von verschiedenen Autoren (Häcker, Rückert, vom Rath) eingehend untersucht wurden. Wir halten uns zunächst an Cyclops und Canthocamptus, für welche Formen die Eireifung von Rückert und Häcker in recht weitgehender Uebereinstimmung etwa folgendermaassen geschildert wird.

Im Keimbläschen zerlegt sich der Chromatinfaden, dessen Längsspaltung schon früher erfolgt war, in 12 Theilstücke, wobei voraus zu schicken ist, dass die Normalzahl der Chromosomen 24 beträgt. Diese Reduction der Chromosomenzahl ist aber nur eine scheinbare, indem jedes der durch Verkürzung der gespaltenen Fadenstücke entstandenen Doppelstäbchen nochmals eine Quertheilung erfährt (Pseudoreduction nach Rückert, Fig. 341 *A*–*C*). Diese führt jedoch nicht zu völliger Durchtrennung, sondern die beiden Stäbchenpaare bleiben an dieser Stelle mit einander vereinigt (Fig. 341 *C* u. *D*). So kommt es zur Bildung von Vierergruppen, die den früher bei Betrachtung

der eumitotischen Reifungstheilung erwähnten noch ähnlicher werden, wenn eine weitere Verkürzung der Chromatinstäbchen eintritt (Fig. 343 *a—d*). Ihrer Entstehung nach sind sie von jenen Vierergruppen recht verschieden, indem jene durch eine zweimalige Längstheilung, diese jedoch durch eine Längsspaltung und eine Quertheilung entstehen. Dementsprechend verläuft auch die nunmehr folgende Theilung in anderer Weise.

Die 12 Vierergruppen stellen sich so in die Aequatorialplatte der ersten Richtungsspindel ein, dass ihr Längsspalt der Aequatorialebene entspricht, d. h. quer zur Spindelaxe gerichtet ist (Fig. 341 *D*). Bei der ersten Reifungstheilung weichen also die durch Längsspaltung entstandenen Stäbchenhälften aus einander (Fig. 341 *E*), man hat somit eine „Aequationstheilung" vor sich. Nach vollzogener Bildung des

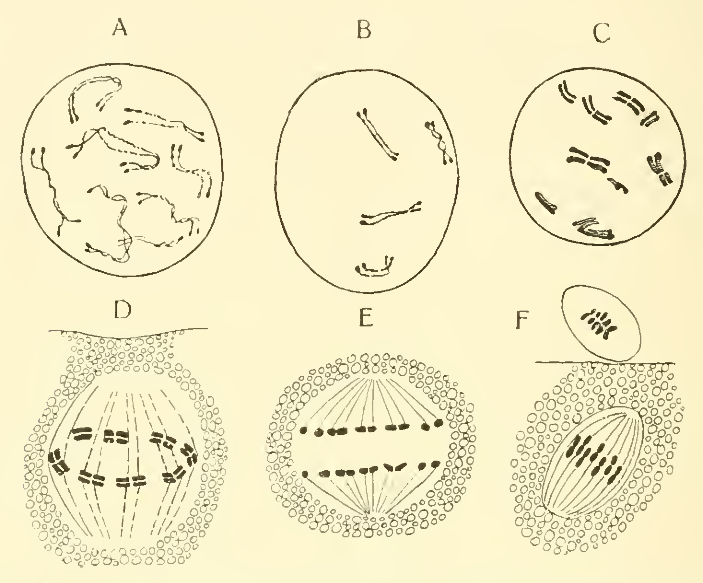


Fig. 341. Die Bildung der Vierergruppen im Keimbläschen (*A—C*), die erste (*D*, *E*) und zweite Richtungsspindel (*F*) von Cyclops in etwas schematisirter Darstellung nach Rückert.

Längsspaltung der Chromosomen (*A* u. *B*), Quertheilung derselben (*C*), Vierergruppen (*C* u. *D*), Trennung der Spalthälften, Aequationstheilung (*E*), Trennung der Chromosomen (*F*); die genaue Zahl der Chromosomen ist nicht berücksichtigt.

ersten Richtungskörpers drehen sich die 12 im Ei zurückgebliebenen zweitheiligen Stäbchen und stellen sich in der zweiten Reifungsspindel so auf, dass ihre Längsaxe parallel zur Spindelaxe gerichtet ist (Fig. 341 *F*). Bei der nunmehr erfolgenden Theilung werden die durch den Querspalt angedeuteten Hälften des zweitheiligen Chromatinstäbchens von einander geschieden, die zweite Reifungstheilung ist also eine Reductionstheilung im Sinne Weismann's.

In den Häcker'schen Formeln ausgedrückt würde die Vierergruppe des pseudomitotischen Typus (im Gegensatz zu derjenigen des eumitotischen Typus $\frac{a \mid a}{a \mid a}$ und $\frac{b \mid b}{b \mid b}$) lauten $\frac{a \mid b}{a \mid b}$ und $\frac{c \mid d}{c \mid d}$, die

erste Reifungstheilung $\frac{a\,|\,b}{a\,|\,b}$, die zweite $\frac{a}{b}$ und $\frac{a}{b}$, wobei nur die ersten der obigen vier Chromosomen a, b, c, d in Betracht gezogen sind (RÜCKERT, HÄCKER).

Auf die noch weiter gehende Reduction der Chromosomenzahl, wie sie von HÄCKER für die Copepoden beschrieben wird, soll hier nicht eingegangen werden. Eine solche Verringerung der Chromosomen auf die Hälfte der reducirten Zahl (von 12 auf 6) ist durch eine dichte Zusammenlagerung der chromatischen Elemente zu erklären. Im Zusammenhang hiermit zu erwähnen ist die (nach HÄCKER) in den früheren Generationen der Keimzellen bei den Copepoden auftretende Verringerung der normalen auf die reducirte Chromosomenzahl, die jedenfalls ähnliche Gründe hat.

Sehr auffällig ist die Erscheinung, dass bei der pseudomitotischen Reifungstheilung ganz ähnliche Chromatinfiguren auftreten, wie wir sie bereits bei dem eumitotischen Typus kennen lernten. Auch hierfür bieten die Copepoden ein geeignetes Beispiel, indem deren Eireifung nach dieser Richtung recht verschiedenartige Bilder liefert. Neben dem als Pseudoreduction bezeichneten, zur Bildung eines unvollkommen getrennten Paares von Doppelstäbchen führenden Vorgang (Fig. 341 *C* u. 343 *c*), welchen wir von Cyclops und Canthocamptus kennen lernten und der nach den Beobachtungen der genannten Autoren auch bei anderen Copepoden vorkommt (Fig. 342 *A* u. *B*), sehen wir bei Heterocope, Diaptomus und verschiedenen marinen Copepoden eine Ringbildung in der Weise auftreten, dass die Spalthälften eines Fadenstücks aus einander weichen, an den beiden Enden jedoch vereinigt bleiben (Fig. 343 *b'* u. Fig. 342 *C*). Indem nunmehr an dem Ring die unvollkommene Quertheilung auftritt (Fig. 343 *c'*

Fig. 342. Bildung der Vierergruppen im Keimbläschen von Euchaeta marina (*A* u. *B*), Anomalocera patersonii (*C* u. *D*), *E* erste Richtungsspindel des letzteren Copepoden und *F* von Euchaeta hebes nach O. VOM RATH.

u. Fig. 342 *D*), lassen sich an ihm wie an dem unvollständig getheilten, längsgespaltenen Stäbchen ebenfalls vier Chromatintheile unterscheiden. Durch Verkürzung derselben kommt es zu einer dichteren Aneinanderlegung und dadurch zur Bildung der Vierergruppen wie im ersteren Falle (Fig. 343 *a b′ c′ d*).

Die Umbildung der Ringe würde somit hier in wesentlich abweichender Weise wie bei der heterotypischen eumitotischen Reifungstheilung erfolgen. Während dort zur Zeit der Trennung der beiden Spalthälften des Rings eine abermalige Längsspaltung derselben vor sich geht (Fig. 340 *A* u. *B*, p. 576), würde hier noch vor der Trennung eine Quertheilung stattfinden und die weitere Theilung der resultirenden Vierergruppe nach dem bereits besprochenen Schema der pseudomitotischen Reifungstheilung erfolgen.

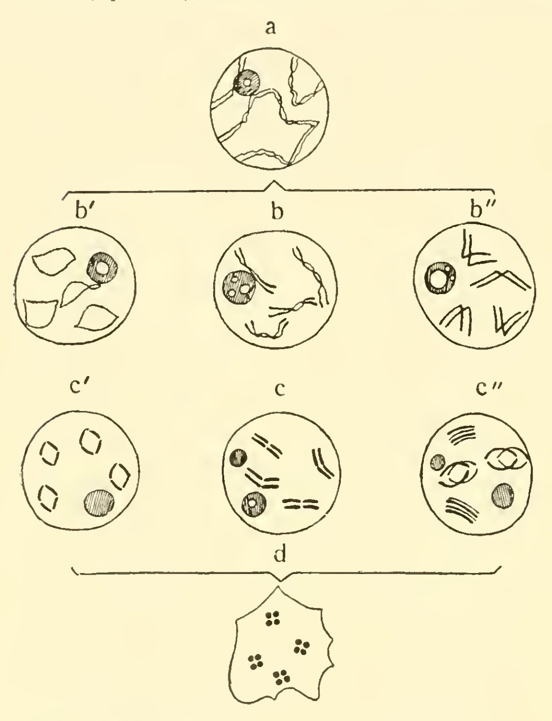


Fig. 343. Typen der Vierergruppenbildung bei der Eireifung der Copepoden nach V. Häcker.
a b c d Doppelstäbchenbildung (Canthocamptus).
a b′ c′ d Ringbildung (Diaptomus).
a b″ c″ d Winkelbildung (Cyclops).

Bei der Eireifung einiger Copepoden (Cyclops und Euchaeta nach Häcker und vom Rath) zeigen die gespaltenen Chromatinstäbe eine winkelförmige Knickung (Fig. 343 *b″* u. 342 *A*). Während nun im einen Falle diese Winkel an der Knickungsstelle eine unvollständige Quertheilung erfahren und nach Verkürzung der Schenkel zu den Vierergruppen der Pseudomitose werden (so bei Euchaeta Fig. 342 *A* u. *B*), können sich bei Cyclops (nach Häcker) die Schenkel mehr zusammenbiegen und, indem sie die Knickungsstelle völlig durchbrechen, sich der Länge nach an einander legen (Fig. 343 *b″*, *c″*). Die Vierergruppe zeigt bei dieser Entstehung eine abweichende Lagerung ihrer Bestandtheile und erinnert zunächst stark an die doppelt längsgespaltenen Stäbe (Vierergruppen), wie wir sie von Ascaris kennen lernten (Fig. 334 u. 336 p. 564 u. 567), obwohl ihre Bildungsweise eine recht verschiedene ist.

Wie man aus den Figuren 342 *E* und *F*, sowie aus anderen von Häcker, Rückert und vom Rath für die Copepoden mitgetheilten Abbildungen ersieht, ist die Form der Vierergruppen in der ersten Richtungsspindel oder kurz vor der Bildung derselben eine verschiedenartige, lässt sich aber ziemlich zwanglos auf die von den genannten

Forschern festgestellten Modalitäten der Entstehung zurückführen, wenn auch für einzelne von ihnen ein noch genauerer Nachweis ihrer Bildungsweise erwünscht scheint*).

In den letzten beiden Fällen (der Ring- und Winkelbildung) ist die Reduction der Chromosomenzahl wie im ersten Fall (der unvollkommen getheilten längsgespaltenen Chromatinstäbe) nur eine scheinbare (Pseudoreduction). In Wirklichkeit entspricht die Zahl der Chromosomen zu Beginn der Reifungstheilung der Normalzahl, eine vorherige Reduction wie bei der eumitotischen Theilung findet also nicht statt, sondern dieselbe erfolgt erst während der Reifungstheilungen selbst (Reductionstheilung), aber insofern die zur Herstellung der Normalzahl führende Quertheilung zunächst unterbleibt oder doch nur angedeutet ist, zeigt der Vorgang anfangs doch eine gewisse Uebereinstimmung mit der frühzeitigen Zahlenreduction bei der eumitotischen Reifungstheilung. Diese Uebereinstimmung wird freilich durch den weiteren Verlauf des Theilungsvorgangs sehr bald gestört, indem die Bildung der Vierergruppen in beiden Fällen auf recht verschiedene Weise erfolgt, wie wir sahen.

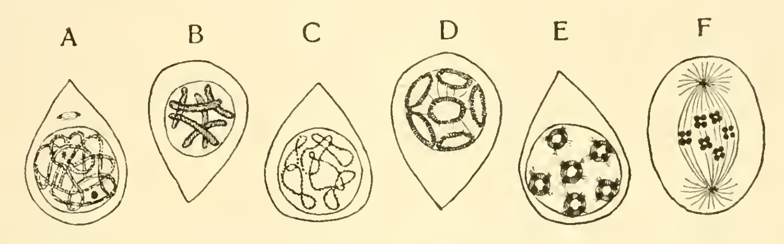


Fig. 344. Bildung der Vierergruppen in den Spermatocyten von Gryllotalpa vulgaris nach vom Rath.

In einer besonders einfachen und klaren, im Uebrigen aber mit der Eireifung der Copepoden sehr übereinstimmenden Weise vollzieht sich nach vom Rath's Darstellung (1892 u. 1895) die Reductionstheilung bei der Samenreifung von Gryllotalpa. Hier findet sich in den Spermatogonien die für Gryllotalpa characteristische Normalzahl von 12 Chromosomen. Der Fadenknäuel der Spermatocyten I. Ordnung zerfällt durch Quertheilung in sechs Schleifen, nachdem er bereits vorher längsgespalten war (Fig. 344 *A*, *B*). Indem die Spalthälften sich von einander lösen, mit den Enden jedoch verbunden bleiben, so wie wir es früher sahen, entstehen sechs Ringe (Fig. 344 *C* u. *D*) und aus diesen durch Concentration des Chromatins an vier symmetrisch gelegenen Regionen die Vierergruppen (Fig. 344 *E* u. *F*).

Die beiden Reifungstheilungen verlaufen dann so, wie dies für die Copepoden geschildert wurde, nur ist es bei der hier (wie auch bei anderen Thieren auftretenden) kugelförmigen Gestalt der einzelnen Bestandtheile der Vierergruppen schwierig, wenn nicht unmöglich, mit Sicherheit festzustellen, welcher Herkunft die bei der Theilung von einander getrennten Theile sind. Ob es sich also

*) Auf eine neuerdings von Lerat (1902) geäusserte abweichende Auffassung der Reifungstheilungen bei den Copepoden wird weiter unten (p. 592) noch hinzuweisen sein.

bei der ersten Reifungstheilung um eine „Aequationstheilung“ handelt, wie sich dies bei den stäbchenförmigen Chromosomen der Copepoden leicht feststellen liess und die zweite Reifungstheilung wie dort eine „Reductionstheilung“ ist, muss unentschieden bleiben. Die Gleichartigkeit der früheren Stadien spricht für diese Auffassung,

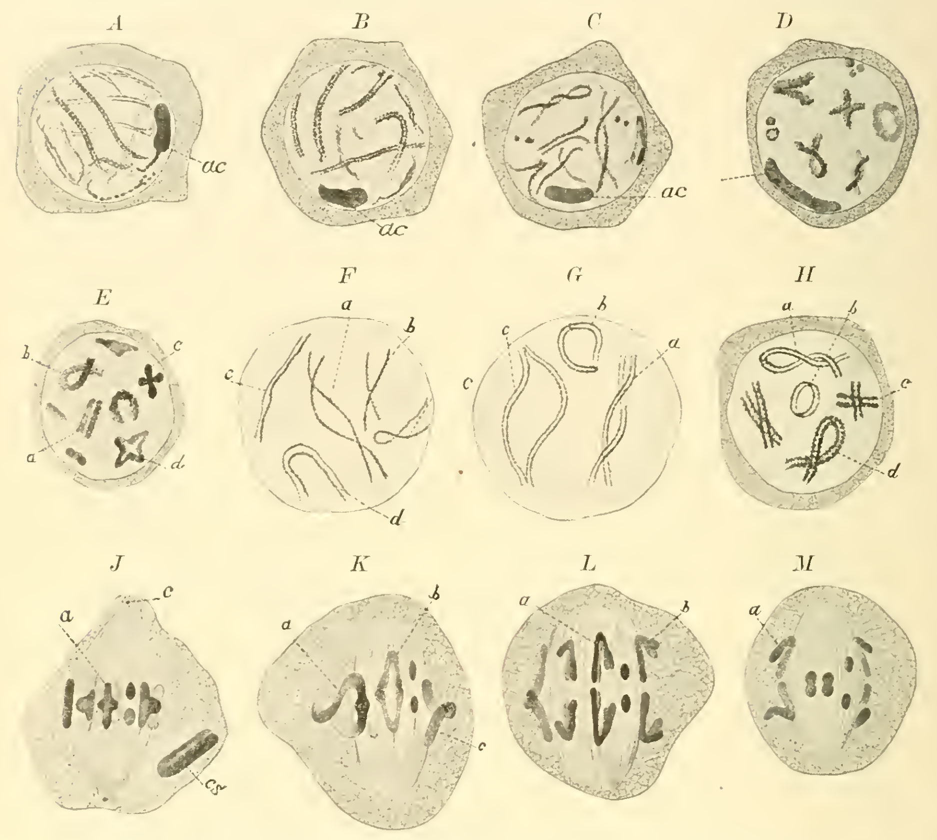


Fig. 344*. Spermatocyten verschiedener Orthopteren nach de Sinéty.
A—E Orphania denticauda, *F* u. *G* Oedipoda miniata, *H* Stenobothrus parallelus, *J* Orphania denticauda, *K* u. *L* Stenobothrus vagans, *M* Stenobothrus parallelus.
A—L Spermatocyten I. Ordnung, *M* Spermatocyte II. Ordnung.
A Längsspaltung und Segmentirung des Chromatinfadens, *B* Ausbildung der Chromosomen, *C* u. *D* Verkürzung, Kreuzung der Chromosomen, Ringbildung etc., *E* weitere Ausbildung der Vierergruppen, *F* Biegung und Kreuzung der längsgespaltenen Chromosomen, *G* zweite Längsspaltung, *H* Kreuzung, Ring- und Tetradenbildung, *J* Spindel mit den Vierergruppen in der Aequatorialplatte, *K* Theilung in die Tochterchromosomen, *L* auftretende Spaltung der letzteren, *M* Trennung der Spalthälften bei der Theilung der Spermatocyte II. Ordnung.
ac accessorische Chromosomen (vgl. p. 599ff).

aber die Möglichkeit, dass wenigstens eine theilweise Reduction schon bei der ersten Theilung stattfindet oder dass diese überhaupt eine Reductionstheilung, die zweite aber eine Aequationstheilung ist, bleibt bestehen. Das letztere Verhalten würde im Hinblick auf die noch zu besprechende Erscheinung der Praereduction von Interesse sein.

Derselbe Zweifel, nämlich welche von den beiden Theilungen die „Reductionstheilung“ ist, die erste oder die zweite, besteht auch bei anderen Formen, so muss GRIFFIN (1899) diesen Punkt für einen Lamellibranchiaten (Zirphaea) unentschieden lassen.

Die WEISMANN'sche Auffassung der Reductionstheilung hat in den letzten Jahren durch eine Reihe Autoren für verschiedene Objecte ihre Bestätigung gefunden, wozu freilich bemerkt werden muss, dass auch hier ähnlich und vielleicht in noch höherem Maasse wie bei der eumitotischen Reifungstheilung die Deutung der Bilder durch die grosse Complication der Chromatinfiguren wesentlich erschwert wird. Wir erwähnen zunächst, weil sie wie die grössere Zahl der bereits angeführten Beobachtungen ebenfalls an Arthropoden gewonnen wurden, die neuen Untersuchungen von MC. CLUNG (1900) und PROWAZEK (1901) über die Spermatogenese verschiedener Orthopteren, sowie von Oryctes nasicornis und Astacus fluviatilis. Die Bildung von Vierergruppen nach dem Principe der Pseudoreduction wurde hier ebenfalls beobachtet; die erste Reifungstheilung erwies sich als Längsspaltung, die zweite als Quertheilung der Chromatinelemente.

Es wurde bereits oben (p. 579) darauf hingewiesen, dass gerade auch für Orthopteren durch neue Untersuchungen von SINÉTY (1901 und 1902) beide Reifungstheilungen der Spermatocyten als Aequationstheilungen, d. h. nach dem Typus einer zweimaligen Längsspaltung verlaufen sollen. Der obigen Angabe können wir jetzt, nach dem Erscheinen der ausführlichen Arbeit, noch hinzufügen, dass die von SINÉTY gegebenen Bilder (Fig. 344*) thatsächlich eine grosse Uebereinstimmung mit denjenigen zeigen, wie sie besonders bei denjenigen Theilungstypen, die man als Reductionstheilungen auffasste, beschrieben wurden (Fig. 342—348). DE SINÉTY hebt auch selbst die Aehnlichkeit der von ihm beobachteten Chromatinfiguren mit den von MC CLUNG gegebenen hervor und vergleicht seine Resultate speciell mit denen des genannten Autors sowie mit denjenigen von PAULMIER und MONTGOMERY, die alle im Sinn einer Reductionstheilung gedeutet wurden (vgl. unten p. 595 ff.).

Nach der Darstellung DE SINÉTY's ist die Längsspaltung des Chromatinfadens im Knäuelstadium der Spermatocyten schon wahrzunehmen und tritt dann später deutlich hervor (Fig. 344* *A*), worauf die Sonderung und Verkürzung der Chromatinschleifen erfolgt (Fig. 344* *B*). Diese überkreuzen sich und bilden durch weitere Verkürzung Figuren (*C*—*E*), wie wir sie zum Theil schon kennen lernten und bei noch anderen Formen wieder finden werden (vgl. Fig. 345 u. 346). Vierergruppen entstehen auch hier, aber nach Auffassung von DE SINÉTY nicht in Folge einer Längs- und Quertheilung, sondern es tritt nach seiner Darstellung eine doppelte Längsspaltung ein (Fig. 344* *F*, *G*), und diese führt zur Tetradenbildung (*G*, *H*, *E*, *J*). Man wird freilich beim Anblick seiner Bilder, von denen hier nur einige wenige mitgetheilt werden können, den Eindruck gewinnen, dass sie von denjenigen Autoren, welche eine Längs- und Quertheilung annehmen, mit gleichem Recht für ihre Auffassung in Anspruch genommen werden dürften. Speciell bei den gebogenen und gekreuzten Chromosomen liegt ein Durchbrechen an der Biegungsstelle sehr nahe (Fig. 344* *C*, *H*), und deren Längsspaltung würde in diesem Fall nicht der zweiten, sondern einer ersten Längsspaltung entsprechen (Fig. 344* *G*). Die Vierergruppen würden aber dann nicht durch eine doppelte Längsspaltung, sondern durch eine Längsspaltung und eine Quertheilung ent-

standen sein. Für die Ringe und die übrigen in Frage kommenden Figuren bieten sich entsprechende Deutungen dar, wie sie ja auch von den verschiedenen Autoren für die einzelnen Objecte gegeben worden sind (vgl. p. 583 u. 595).

Die Reifungstheilungen vollziehen sich der Annahme DE SINÉTY's entsprechend nach dem heterotypischen Theilungsmodus (vgl. p. 576 und Fig. 340), indem die verdickten Enden zweier Tochterchromosomen zunächst vereinigt bleiben (Fig. 344* *K*), sodann an ihnen die (zweite) Längsspaltung hervortritt (*L*) und bei der zweiten Reifungstheilung (in der Spermatocyte II. Ordnung) diese Spalthälften von einander getrennt werden (Fig. 344* *M*). Wer auf dem Standpunkt der Reductionstheilung steht, würde freilich auch den letzteren Bildern eine dieser abweichenden Auffassung entsprechende Deutung geben.

Auf die bei der Theilung der Spermatocyten hier auftretenden accessorischen Chromosomen (Fig. 344* *A*—*D* u. *J*) wird später noch zurückzukommen sein (vgl. p. 599).

Recht entschieden lauten die Angaben für das Vorhandensein einer vorangehenden „Aequations“- und nachfolgenden „Reductionstheilung“ für die Polycladen und Thalassema (v. KLINCKOWSTRÖM [1897], FRANCOTTE [1898], VAN DER STRICHT [1898], GRIFFIN [1899]), obwohl gerade bei diesen Formen jene complicirteren Umbildungs- und Theilungsvorgänge der Chromosomen stattfinden.

Ein der Tetradenbildung zu vergleichender Vorgang und ein entsprechender Theilungsmodus findet auch hier statt, aber es kommt jedenfalls nicht zu einer so klaren Ausprägung der Vierergruppen, wie wir sie bei den Copepoden und bei Gryllotalpa kennen lernten. Die Ringform, welche in der bekannten Weise durch Spaltung eines Chromatinstäbchens und Verschmelzung der Enden zu Stande kam, tritt hier ebenfalls auf. Sei es nun, dass die Ringe wieder gesprengt werden, sei es, dass die Ringbildung überhaupt unterbleibt, jedenfalls ist eine Anzahl recht verschiedenartiger Chromatinfiguren zu beobachten, die so oder so auf die gespaltenen und ausserdem zweiwerthigen Chromatinparthien bezogen werden. Unter den Chromatingebilden von Stab-, Schleifen-, Hufeisen-, Ring-, Klammer-, Kreuz-, T-form und noch mancher anderen Gestalt (Fig. 345 *A*—*T*), wie sie bei den Vorbereitungsstadien der ersten Reifungstheilung in den Eiern der genannten Thiere auftreten, die richtige Aufeinanderfolge der Umbildungsstadien zu treffen, dürfte nicht ganz leicht sein, und thatsächlich wird man, trotz der Uebereinstimmung, zu welcher die oben angeführten Autoren gelangten, einen gewissen Zweifel bezüglich der Richtigkeit der Combinationen nicht zu unterdrücken vermögen: und zwar um so mehr, als die hier auftretenden Chromatinfiguren mit denen der eumitotischen (heterotypischen) Reifungstheilung in verschiedener Hinsicht eine auffällige Uebereinstimmung zeigen und geradezu zur Vergleichung herausfordern (Fig. 345 *F*—*J*, *M*—*S* und Fig. 340, p. 576).

Ganz ähnliche Chromatinfiguren wie die von GRIFFIN für Thalassema, sowie von FRANCOTTE, VAN DER STRICHT und v. KLINCKOWSTRÖM an den Eiern der Polycladen beobachteten fand auch VAN NAME bei seinen Untersuchungen an verwandten Formen, nämlich bei Eustylochus und Planocera, jedoch wagt er nicht, ihnen bezüglich der Reductionsfrage eine bestimmte Deutung zu geben, sondern lässt es unentschieden, ob eine „Aequations- und Reductionstheilung“ in der für jene Formen beschriebenen

Weise und Reihenfolge vorhanden ist. Man vgl. hierzu auch p. 599 die neuen Angaben von SCHOCKAERT (1902) über die Eireifung von Thysanozoon.

Als geeignetes Beispiel für den Verlauf dieser Art Reifungstheilung greifen wir die Eibildung von Thalassema (nach GRIFFIN [1899]) heraus. In den Vorbereitungsstadien treten jene oben characterisirten Chromatinfiguren auf (Fig. 345 u. Fig. 346 *A*): besonders aber findet man in der ersten Richtungsspindel auch jene von der heterotypischen Theilung her bekannte Ringform mit den äquatorialen Verdickungen (Fig. 346 *A*, *B*). Da diese durch Längsspaltung entstanden ist, so sind die bei der Theilung aus ihr hervorgehenden V-förmigen Schleifen auf eine „Aequationstheilung" zurückzuführen. Diese Schleifen werden bei der ersten Reifungstheilung von einander getrennt und gegen die beiden Pole der Spindel geführt (Fig. 346 *C*), was sich nach der von GRIFFIN gegebenen Darstellung sicher so verhalten soll, wenn es auch aus den betreffenden Figuren nicht besonders klar hervorgeht. Bei der Vorbereitung der zweiten Reifungstheilung, d. h. also im ersten Richtungskörper, und besonders in der zweiten Richtungsspindel, stellen sich dann die Schleifen mit ihren Schenkeln quer zur Spindelaxe, d. h. in der Aequatorialebene, ein (Fig. 346 *C*—*E*), wobei die beiden Schenkel an ihrem Vereinigungspunkt getrennt werden. Da dieser letztere Vorgang eine Quertheilung bedeutet, so hat die nunmehr bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers erfolgende Theilung den Werth einer Reductionstheilung.

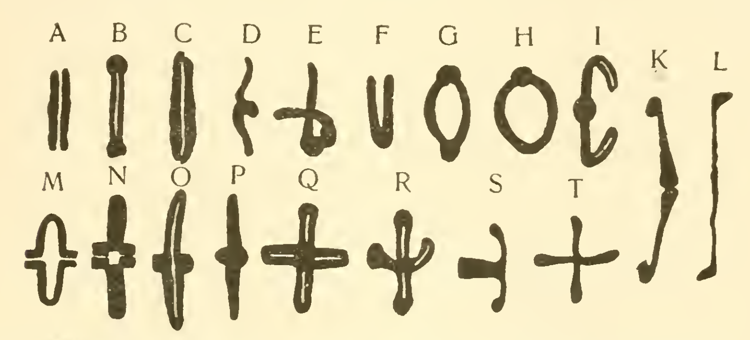


Fig. 345. Verschiedene Formirung der Chromosomen im Hinblick auf die Reductionstheilung von Thalassema und Prosthecraeus nach GRIFFIN und v. KLINCKOWSTRÖM.

Zur besseren Erläuterung des Vorgangs haben wir noch die schematischen Figuren 346 *F* u. *G* hinzugefügt, von denen *F a* u. *b*, sowie *G a*—*d* (obere Reihe) die Aequationstheilung und *F c*—*e*, sowie *G a*—*d* (untere Reihe) die Reductionstheilung verdeutlichen sollen. Diese schematischen Bilder schliessen sich möglichst genau an die von GRIFFIN in Text und Tafeln gegebene Darstellung an.

Die Ringe der ersten Richtungsspindel dürfen somit als den Vierergruppen entsprechend angesehen werden, da sie durch Längsspaltung entstanden sind $\left(\frac{a\,b}{a\,b}\right)$ und nachher noch eine Quertheilung erfahren $\left(\frac{a}{a}\frac{b}{b}\right)$, wenn sie auch der Form nach nicht als solche erkennbar sind (Fig. 346 *A*, *B*, *F a*).

Die schon früher von v. Klinckowström, Francotte und van der Stricht für die Eireifung der Polycladen gegebene Darstellung entspricht in den wesentlichen Punkten den hier von Thalassema geschilderten Theilungsvorgängen, wie schon erwähnt, auch im Hinblick auf die characteristische Gestaltung der Chromatinfiguren. Bei genauerer Betrachtung und kritischer Beurtheilung der letzteren (Fig. 345 u. 346)

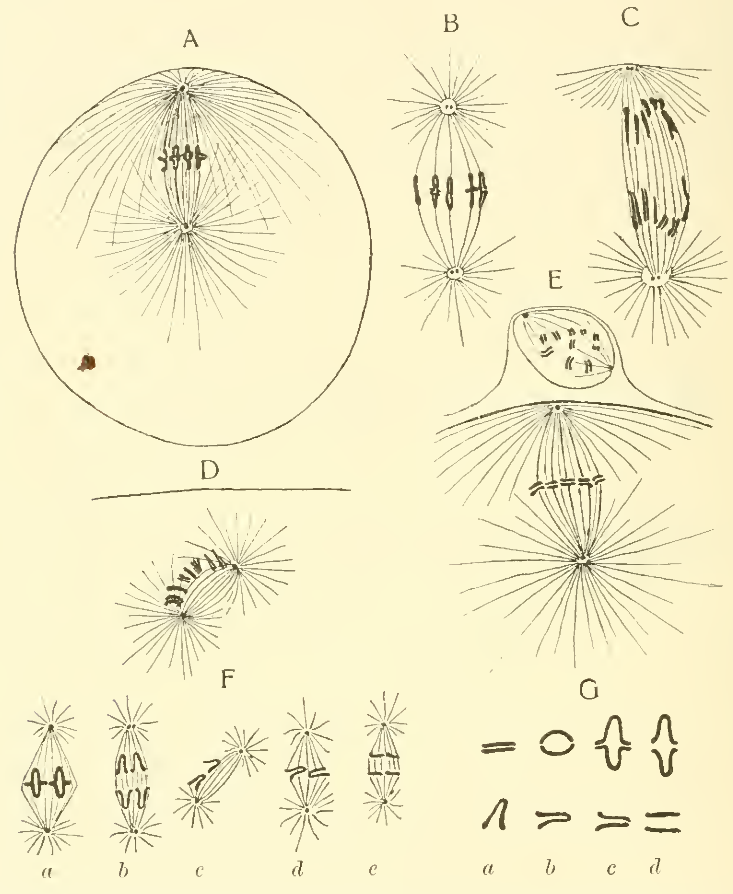


Fig. 346. Einige Stadien aus der Eireifung von Thalassema mellita nach Griffin. *A—C* erste Richtungsspindel, *D* u. *E* zweite Richtungsspindel und zweite Reifungsspindel im ersten Richtungskörper, in Ausbildung und Theilung der Chromosomen begriffen, *F* u. *G* schematische Darstellung des Verhaltens der Chromosomen, *F a* und *b* die erste, *F c—e* die zweite Richtungsspindel, *G a—d* (obere Reihe) Aequationstheilung, *G a—d* (untere Reihe) Reductionstheilung.

kann es gar nicht zweifelhaft sein, dass ein Anhänger der Auffassung von der zweimaligen Längsspaltung der Chromosomen diese Figuren in seinem Sinne deuten und in mancher von ihnen sogar eine gute Stütze für seine Anschauung finden wird. Dass die betreffenden Chromatingebilde vielfach eine frappante Aehnlichkeit mit den bei der eumitotischen Reifungstheilung auftretenden zeigen, wurde bereits hervorgehoben.

Einen für alle diese Deutungen etwas bedenklichen Punkt möchten

wir noch berühren. Bei Betrachtung der so verschiedenartigen, von den einzelnen Verfassern eingehend beschriebenen und in dem oder jenem Sinne erklärten chromatischen Gebilde (Fig. 345 und viele andere in den verschiedenen Arbeiten enthaltene Bilder) drängt sich die Vermuthung auf, dass es sich bei manchen von ihnen um Kunstproducte handeln möchte, wie sie durch die Conservirung hervorgerufen werden. Sollte dies der Fall sein, was man theilweise für nicht unwahrscheinlich halten muss, so würden die Ergebnisse der Autoren und die ihnen gegebenen Deutungen nicht wenig davon beeinflusst werden. Vorsicht in dieser Richtung ist jedenfalls geboten.

Einen weiteren Hinweis darauf, wie verschiedenartig die Kerntheilungsvorgänge bei der Ei- und Samenreifung verlaufen, oder aber wie schwierig sie zu beobachten sind, bezw. wie different sie aufgefasst werden, liefern einige an den Gastropoden angestellte Untersuchungen. Von ihnen stehen die von Bolles Lee (1897) über die Spermatogenese von Helix und diejenige von Linville (1900) über die Eireifung verschiedener anderer Pulmonaten (Limnaeus, Limax) auf dem Boden der Weismann'schen Reductionslehre, indem allem Anschein nach bei der ersten Reifungstheilung eine Längsspaltung, bei der zweiten eine Quertheilung der Chromosomen stattfindet, aber die von beiden Autoren gegebene Darstellung der Vorgänge weicht doch in verschiedener Hinsicht von derjenigen ab, wie sie von anderen Formen bekannt geworden ist.

Besonders bezieht sich die Abweichung (ausser auf die noch zu erwähnende völlige Trennung der Spalthälften, vgl. p. 597) auf die zu Beginn der Reifungstheilung auftretenden Chromatinparthien, welche (bei Helix nach Lee) nicht in der reducirten, sondern in der Normalzahl des betreffenden Thieres auftreten sollen. Durch die beiden Theilungen wird die Zahl der Chromosomen nicht beeinflusst, da auch sie beide Male (zuerst längs, dann quer) getheilt werden, und die gleiche Zahl würde somit am Ende der Reifungsperiode vorhanden sein und in das Ei bzw. Spermatozoon übergehen. Da dies dem gewöhnlichen Verhalten widerspricht, so ist anzunehmen, dass entweder durch Zusammenlegen zweier Chromosomen nachträglich eine (nur nicht zur Beobachtung gelangte) Pseudoreduction stattfand, oder dass die Normalzahl in Wirklichkeit eine höhere ist und die Spermatogonien, an denen sie festgestellt wurde, möglicher Weise bereits die reducirte Zahl zeigen, wie diese (Pseudo-)Reduction für die Keimzellen anderer Formen bekannt geworden ist (Häcker), doch sind hierzu die sogleich noch zu erwähnenden neuen Beobachtungen von Prowazek in Betracht zu ziehen.

Ringbildungen und Vierergruppen, welche auch bei der Spermatogenese von Helix auftreten, werden von Lee in abweichender Weise aufgefasst, im Ganzen kann man aber doch sagen, dass die Ergebnisse, zu welchen Lee und Linville bezüglich der Pseudoreduction bei den Gastropoden gelangen, mit den älteren Angaben von Rückert, Häcker und vom Rath übereinstimmen (vgl. hierzu auch p. 597), und dies ist jedenfalls in einem noch höheren Maasse der Fall bezüglich einer kürzlich erschienenen Arbeit von Prowazek (1901) über die Spermatogenese von Helix pomatia, deren wir hier noch Erwähnung thun können. Er findet vor der ersten Reifungstheilung ebenfalls die Normalzahl der Chromosomen, die aber durch Zusammenlegen je zweier der (längsgespaltenen) Chromatinelemente eine (Pseudo-)Reduction auf die Hälfte der Normalzahl erfährt, wie vorauszusehen war. Die erste Reifungstheilung ist nach Prowazek eine Längsspaltung,

die zweite dagegen eine Quertheilung, entspricht also dem Postulat der WEISMANN'schen Reductionstheilung. So viel wir sehen können, lässt sich bis zu einem gewissen Grade Aehnliches auch aus den an einer verwandten Form (Paludina) angestellten Untersuchungen AUERBACH's heraus lesen (1896). Hierzu ist nun freilich zu bemerken, dass in einer soeben erschienenen Abhandlung von MEVES über die Spermatogenese von Paludina (1902) die beiden Reifungstheilungen dieser Form, während deren eine Bildung von Ringen, Chromatinblöcken etc. stattfindet, sehr entschieden im Sinne einer doppelten Längsspaltung gedeutet werden und diese Beurtheilung auch auf die früheren Beobachtungen, besonders auf diejenigen von BOLES LEE und AUERBACH übertragen wird, ohne dass allerdings ein thatsächlicher Nachweis für die betr. Angaben erbracht würde. Man sieht also, wie die Unsicherheit in der Auffassung des Vollzugs der Reifungstheilungen in diesem Fall ganz besonders deutlich zu Tage tritt. Sie findet übrigens eine weitere Illustration dadurch, dass ganz neuerdings auch gerade für diejenigen Formen, die man nach den Untersuchungen von RÜCKERT und HÄCKER als die classischen Objecte für die Reductionstheilung bezeichnen könnte, nämlich für die Copepoden das Vorhandensein einer solchen wenn nicht ganz in Abrede gestellt, so doch als höchst zweifelhaft hingestellt und zum Theil abweichend (eventuell als Praereductionstheilung [bei der Spermatogenese]) aufgefasst, zum Theil wohl auch als doppelte Längsspaltung (so bei der Eireifung) gedeutet wird (LERAT [1902]). Freilich liegen darüber bisher nur kurze Mittheilungen von LERAT vor, die jedenfalls der Ergänzung bedürfen und zweifelsohne auch eine Deutung im Sinne der früheren Auffassung zulassen. Es sei daran erinnert, dass BRAUER schon früher bei der Eireifung von Branchipus eine doppelte Längsspaltung annahm.

Auf eine höchst merkwürdige Art der Chromatinverminderung, wie sie MEVES von der Spermatogenese der abweichenden (sog. apyrenen und olygopyrenen) Spermatozoenformen beschreibt, soll weiter unten noch eingegangen werden (vgl. p. 605).

Die Eireifung einiger Gastropoden (Pterotrachea, Carinaria, Phyllirhoë) wurde bereits früher von BOVERI (1890) auf das Verhalten der chromatischen Substanz untersucht, und die von ihm beschriebenen sehr klaren Bilder erfuhren eine Deutung im Sinne der doppelten Längsspaltung, so wie dies ganz neuerdings wieder von Seiten MEVES' (1902) für Paludina geschah und wie es auf Grund der früheren Ergebnisse BOVERI's sehr nahe lag.

Abgesehen davon, dass diese Deutung auch jetzt noch ihre Berechtigung hat, lassen sich die von BOVERI mitgetheilten Bilder ohne Weiteres mit denen von anderen Formen in Vergleich setzen, für welche eine Reductionstheilung angegeben wurde, und es wäre von Interesse, die Entstehung und den genauen Zusammenhang der in der ersten und zweiten Reifungsspindel auftretenden Chromatinfiguren bei den genannten Heteropoden (so die Ringbildungen der ersten und die längsgespaltenen Stäbchen der zweiten Richtungsspindel bei Pterotrachea oder die viertheiligen Chromosomen in der ersten Richtungsspindel von Carinaria) kennen zu lernen, und zwar ganz besonders im Hinblick auf die abweichende Deutung, welche die sehr ähnlichen Bilder bei nahe stehenden wie auch bei anderen Formen in der letzten Zeit erfuhren.

Wie schon früher bei Besprechung der eumitotischen Reifungstheilung erwähnt wurde, liegen auch auf botanischem Gebiet verschiedene Angaben vor, welche für das Vorhandensein einer „Reductionstheilung“ sprechen; doch soll hier nur auf jene Erörterung verwiesen werden (vgl. p. 580).

B. Die Praereductionstheilung.

Sowohl bei der Spermatogenese wie auch bei der Eibildung ist bei einigen systematisch recht weit von einander abstehenden Formen eine Art der Reifungstheilung beschrieben werden, deren Möglichkeit in verschiedenen Fällen auch im vorhergehenden Abschnitt bereits erwogen werden musste, nämlich das Vorangehen der „Reductions"- und Nachfolgen der „Aequationstheilung".

Zur Erläuterung dieser Art Reifungstheilung schicken wir die Eireifung eines polychäten Anneliden (Ophryotrocha) voraus, bei welcher uns der Vorgang in recht übersichtlicher Weise entgegen

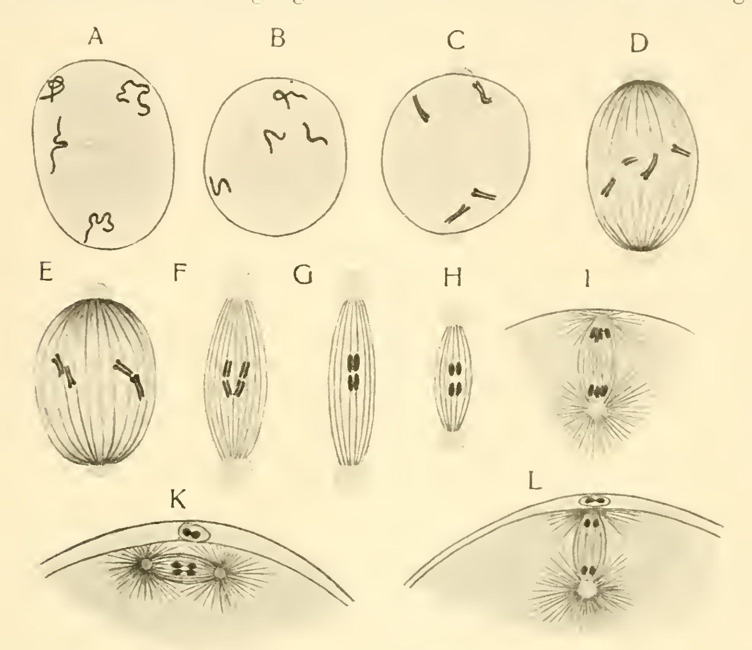


Fig. 347. Einige Stadien aus den Reifungstheilungen des Eis von Ophryotrocha puerilis. Auftreten und Längsspaltung der Chromosomen (*A—C*), Anordnung zur Aequatorialplatte der ersten Richtungsspindel (*D—G*), erste Reifungstheilung (*G—I*), zweite Reifungstheilung (*K* u. *L*); Original.

tritt, da die Chromosomenzahl wie bei Ascaris eine sehr geringe ist. Der Kernfaden zerfällt hier in vier lange, längsgespaltene Schleifen, $\left(a, b, c, d \text{ oder richtiger } \frac{a}{a}\ \frac{b}{b}\ \frac{c}{c}\ \frac{d}{d}\right)$, die sich später verkürzen, wobei ihre Längsspaltung schwindet (Fig. 347 *A* u. *B*), um dann erst in einem späteren Stadium wieder zur Geltung zu kommen (Fig. 347 *C*). Die Normalzahl der Chromosomen beträgt bei Ophryotrocha 4; es ist also beim Beginn der Reifungstheilung weder eine wirkliche noch eine scheinbare Zahlenreduction vorhanden.

Die stark verkürzten Chromosomen, deren Spaltung wieder deutlich geworden ist, ziehen sich an den Aequator des Kerns bezw. der im Entstehen begriffenen ersten Richtungsspindel zurück (Fig. 347 *B—D*). Hier beginnt nunmehr ein eigenthümlicher Vorgang, indem sich je zwei Chromosomen der Länge nach an einander legen (Fig. 347 *E* u. *F*)

und dadurch gewissermaassen nachträglich die Pseudoreduction zu Stande kommt, welche wir bei anderen Formen in einem weit früheren Stadium (in Folge des Unterbleibens einer Quertheilung) kennen lernten. Man könnte also zwei Vierergruppen $\frac{a\,|\,b}{a\,|\,b}$ und $\frac{c\,|\,d}{c\,|\,d}$ unterscheiden.

Eine solche nachträgliche Vereinigung vorher getrennter Chromosomen ist auch sonst beobachtet worden, so treten nach Calkins (1895) in den Spermatocyten I. Ordnung von Lumbricus 32 längsgespaltene Chromosomen auf, die sich paarweise zur Bildung von 16 Vierergruppen vereinigen, wodurch die Pseudoreduction zu Stande kommt. Aehnliches ist von Henking (1891) für Pyrrhocoris und auch sonst beschrieben worden (vgl. p. 591 u. 595).

Die vier gespaltenen Chromosomen ordnen sich in der Aequatorialplatte der Spindel so an, dass sie bei der Theilung paarweise aus einander weichen: $\frac{\frac{a}{a}\,\big|\,\frac{c}{c}}{\frac{b}{b}\,\big|\,\frac{d}{d}}$, $\frac{\frac{a}{a}\,\big|\,\frac{c}{c}}{\frac{b}{b}\,\big|\,\frac{d}{d}}$ (Fig. 347 *F*, *G* u. *H*). Dabei ist die Längsspaltung der Chromosomen unterdrückt, kann aber gelegentlich bemerkbar sein und tritt jedenfalls in Form einer völligen Trennung der beiden Spalthälften hervor, wenn die beiden Tochterplatten weiter von einander entfernt sind. In Folge dessen sind in diesen nicht mehr zwei, sondern vier Chromatinkörner zu erkennen (Fig. 347 *I*), welche dann in bekannter Weise in die anfangs tangential liegende und später radial sich einstellende zweite Reifungsspindel übergeführt werden $\frac{a\,|\,c}{a\,|\,c}$ und $\frac{b\,|\,d}{b\,|\,d}$, bzw. $\frac{a}{a}\,\frac{c}{c}$ und $\frac{b}{b}\,\frac{d}{d}$ (Fig. 347 *K* u. *L*).

Dass im vorliegenden Fall die erste Reifungstheilung als eine „Reductionstheilung“ aufgefasst werden muss, geht aus der gegebenen Darstellung ohne Weiteres hervor, denn es werden dabei nicht die Spalthälften, sondern ganze Chromosomen von einander entfernt (Fig. 347 *D*—*H*). Die zweite Reifungstheilung möchte man in Analogie mit anderen Vorgängen als „Aequationstheilung“ ansehen, doch lässt sich dies nicht mit Sicherheit erkennen, da nicht die längsgespaltenen Chromosomen in die zweite Richtungsspindel eintreten, sondern die Trennung in die beiden Spalthälften schon vorher erfolgt ist (Fig. 347 *H*—*L*).

Nach der Art und Weise, wie die Theilung bei anderen Formen verläuft, scheint die zweite Theilung einer Aequationstheilung zu entsprechen, doch ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass auch sie nicht nach dem Schema der Mitose verläuft, d. h. nicht die aus einander weichenden, sondern die in den Tochterplatten der zweiten Richtungsspindel neben einander liegenden Chromatinkörner durch Spaltung aus einander entstanden sind. In diesem Fall würde es so zu sagen mehr dem Zufall überlassen sein, ob die zweite Theilung als Aequations- oder Reductionstheilung vor sich geht. Aehnliche Fälle, in denen die Form, Anordnung und frühe Trennung der Chromosomen es zweifelhaft machten, ob man in der ersten oder zweiten Reifungstheilung, bezw. vielleicht in beiden eine Reductionstheilung vor sich habe, sind auch sonst bekannt und von uns bereits erwähnt worden (p. 586 ff., 597).

Der vorstehend für Ophryotrocha geschilderte Reifungsmodus vollzieht sich in ziemlich übereinstimmender Weise bei einigen Hemi-

pteren, also bei Formen, welche systematisch recht weit entfernt sind. Schon von HENKING (1891) war sowohl für die Spermatogenese wie auch für die Eibildung der Feuerwanze angegeben worden, dass die erste Reifungstheilung einer Reductionstheilung entspräche, die zweite aber eine Aequationstheilung sei. Diese auf Pyrrhocoris bezüglichen Angaben finden ihre Bestätigung für zwei andere Hemipteren (Anasa, Euchistus [Pentatoma]) durch die neueren Untersuchungen von PAULMIER (1898 u. 1899) und MONTGOMERY (1898 u. 1899).

In ähnlicher Weise, wie wir es schon früher (besonders nach den Untersuchungen VOM RATH's bei Gryllotalpa, Fig. 344 p. 585) kennen lernten, kommt es auch hier zur Bildung von Vierergruppen, die als Folgestadien der längsgespaltenen Chromatinstäbe und -Ringe anzusehen sind (Fig. 348 *A—G*). Die Vierergruppen treten bereits in der Hälfte der normalen Chromosomenzahl auf, es hat also eine Pseudoreduction stattgefunden, und sie sind ihrer Entstehung nach als zweiwerthige Chromosomen zu betrachten. Während also bei Ophryotrocha die letzte Quertheilung durchgeführt und dadurch die Normalzahl der Chromosen hergestellt wurde, die Pseudoreduction und die Vierergruppe aber erst durch die spätere Vereinigung zweier Chromosomen zu Stande kam (Fig. 347 *A—F*), sehen wir hier von Anfang an die Vorgänge in grösserer Uebereinstimmung mit der „Postreductionstheilung" verlaufen*). Weiterhin aber spielt sich der Theilungsvorgang ebenso ab, wie wir dies von Ophryotrocha beschrieben. Wenn derselbe in Folge der soeben angedeuteten Abweichung auch nicht so übersichtlich wie bei Ophryotrocha verläuft, so darf man es doch nach den übereinstimmenden Angaben der oben genannten Autoren als sicher betrachten, dass sich die Vierergruppen mit ihrer Längsaxe parallel zur Spindelaxe in die Aequatorialebene einstellen (Fig. 349 *A*), und dass diese Längsaxe derjenigen des früheren Chromatinstabes entspricht. Der Querspalt liegt somit in der Aequatorialebene und die durch ihn erfolgende Trennung (Fig. 349 *B*) entfernt zwei ganze Chromosomen von einander, ist also wie bei Ophryotrocha eine „Reductionstheilung".

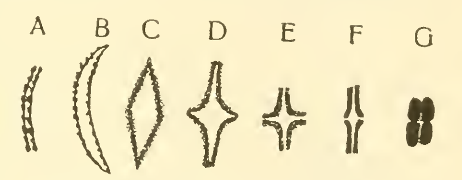


Fig. 348. Bildung der Vierergruppen in den Samenzellen von Anasa tristis nach PAULMIER.

Was die zweite Reifungstheilung anbetrifft, so liegen die Verhältnisse bei den Hemipteren insofern günstiger, als die beiden Componenten der durch die Theilung der Vierergruppen entstandenen Dyaden vereinigt bleiben. Sie stellen sich in der zweiten Reifungsspindel so ein, dass der die beiden Componenten trennende Spalt (d. h. also der ursprüngliche Längsspalt) in die Aequatorialebene zu liegen kommt (Fig. 349 *C*). Die nunmehr erfolgende Theilung (*D*) entspricht also

*) Bei Pyrrhocoris allerdings nahm HENKING an, dass die in der Normalzahl (24) auftretenden Chromosomen paarweise sich vereinigen und dadurch die reducirte Zahl (12) zu Stande kommt. Dies würde mit dem oben für Ophryotrocha beschriebenen Vorgang übereinstimmen. Es besteht jedoch die Schwierigkeit, dass bei der Samenreifung von Pyrrhocoris, sowie bei den beiden anderen Hemipteren eine Ringbildung vorkommt, und es ist schon von BOVERI hervorgehoben worden, dass sich die Bildung der Vierergruppen auf die eine und die andere Art nicht recht vereinigen lässt.

dem Schema der Mitose und ist demnach eine „Aequationstheilung" (HENKING, PAULMIER, MONTGOMERY).

Das Bild, welches wir von der Praereductionstheilung entwarfen, erhält noch bestimmtere Conturen durch die ausgedehnten Untersuchungen, welche MONTGOMERY neuerdings über eine grosse Anzahl von Hemipterenspecies veröffentlichte, und von denen wir ebenso wie von seinen Untersuchungen über die Spermatogenese von Peripatus wenigstens die Hauptergebnisse noch benützen können.

Die Zahlenreduction der Chromosomen findet ähnlich dem Verhalten, wie es oben von Ophryotrocha geschildert wurde (Fig. 347 *C—G*), dadurch statt, dass zwei gespaltene stäbchenförmige Chromosomen sich mit einem Ende an einander legen. Diese zweiwerthigen, viertheiligen Chromosomen treten in die erste Reifungstheilung der Spermatocyten ein, und zwar so, dass bei der Theilung ganze einwerthige Chromosomen von einander getrennt werden. Diese Theilung ist also eine Reductionstheilung, während bei der zweiten Reifungstheilung die Trennung in der Ebene des Längsspalts erfolgt, so dass dies also eine „Aequationstheilung" ist. Die einzelnen Generationen der Samenzellen sind durch die Zahl und Werthigkeit ihrer Chromosomen characterisirt, indem in den Spermatogonien die Normalzahl einwerthiger Chromosomen vorhanden ist, während in den Spermatocyten I. Ordnung in Folge der durch Zusammenlegen zweier Chromosomen entstandenen Pseudoreduction die Hälfte der Normalzahl zweiwerthiger Chromosomen sich findet, in den Spermatocyten II. Ordnung ebenfalls die Hälfte einwerthiger und in den Spermatiden desgleichen die Hälfte der Normalzahl halbwerthiger Chromosomen auftritt.

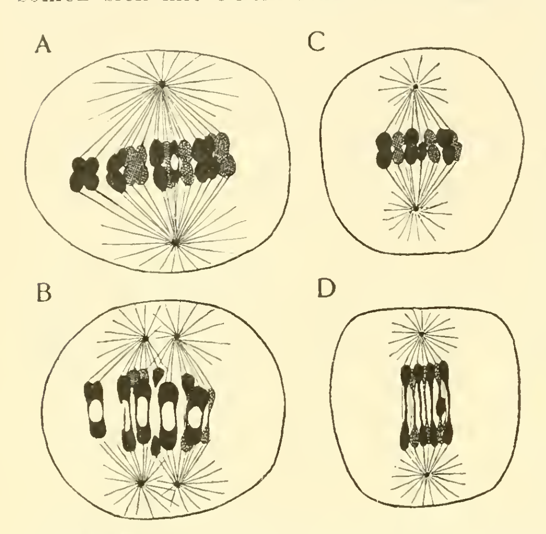


Fig. 349. Spermatocyten I. Ordnung (*A* u. *B*) und Spermatocyten II. Ordnung (*C* u. *D*) von Anasa tristis in Theilung nach PAULMIER.

Mit diesen Ergebnissen MONTGOMERY's stimmen seine Befunde an Peripatus überein, nur dass hier eine complicirtere Gestaltung der Chromosomen hinzukommt, wie wir sie ähnlich bereits von anderen Formen kennen lernten. Durch die Verbindung der (längsgespaltenen) univalenten zu bivalenten Chromosomen kommt es zur Bildung sehr verschiedenartiger Figuren: der Länge nach an einander liegender Doppelstäbchen, die sich gegen einander legen und schliesslich fast parallel neben einander liegen können (Fig. 350 *A—C*). Durch das Verbinden beider Enden kommen Ringe (Fig. 350 *D*) und durch kreuzweises Uebereinanderlegen X förmige oder gewundene Figuren zu Stande (Fig. 350 *E* u. *F*). In allen diesen Fällen ergibt sich durch allmälige Verkürzung eine gedrungene Gestalt der Chromo-

somen (Fig. 350 *A* u. *D*), in welchen zudem der Längsspalt schwinden kann, wie dies früher ebenfalls für Ophryotrocha dargestellt wurde. Von der ersten Reifungstheilung steht nach MONTGOMERY fest, dass sie in der Richtung des Querspalts erfolgt, während die zweite durch den Längsspalt angezeigt ist, der in den aus einander weichenden Chromosomen der ersten Theilung deutlich sichtbar ist. Nach dieser von MONTGOMERY gegebenen Darstellung hat man es also bei Peripatus ebenfalls mit einer pseudomitotischen Theilung zu thun, die nach dem Typus der Praereductionstheilung verläuft*).

Nach den vorhandenen Angaben der Autoren ist es nicht unwahrscheinlich, dass die Fälle der Praereductionstheilung sich noch vermehren werden, indem es nach diesen Beobachtungen bei verschiedenen Formen zweifelhaft erschien, ob die „Reductions-" der „Aequationstheilung" folgte oder ihr vorausging (z. B. bei Zirphaea nach GRIFFIN [1899]) und der grössere Grad von Wahrscheinlichkeit sogar für die erste Theilung als Reductionstheilung spricht (bei Gryllotalpa nach VOM RATH [1895]). Es

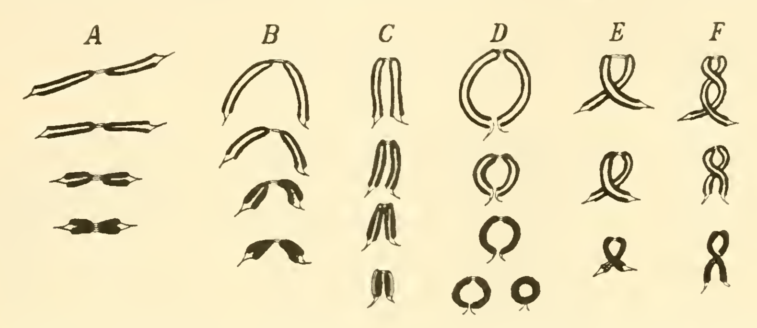


Fig. 350. Schematische Darstellung der Herausbildung der Chromosomen in den Vorstadien der ersten Reifungstheilung der Samenzellen von Peripatus nach MONTGOMERY. An den Berührungspunkten und Enden der Chromosomen sind die „centralen und peripheren Lininfäden" sichtbar.

wurde bereits früher (p. 586 ff.) ausgesprochen, dass Form und Anordnung der Componenten der Vierergruppen die Entscheidung der Frage, welche der beiden Theilungen die Aequations- oder Reductionstheilung ist, häufig sehr erschweren. In noch höherem Maasse ist dies der Fall, wenn die Spalthälften der Chromosomen völlig aus einander weichen und getrennt im Kernraum liegen, wie dies als mehr gelegentliches oder ständiges Vorkommen bei verschiedenen Formen beobachtet wurde (LINVILLE [1900], BOLLES LEE [1897], JULIN [1893]). Wenn dann ein Zusammenlegen der Spalthälften oder auch ohne ein solches die Theilung erfolgt, so ist eine Entscheidung darüber, welche Art Theilstücke von einander entfernt werden und ob es sich im einen oder anderen Fall um Aequations- bezw. Reductionstheilung handelt, kaum mehr möglich. So ist man denn in Erwägung dieser und anderer Gründe zu der Möglichkeit gelangt, dass

*) Es kann hier noch erwähnt werden, dass MC. CLUNG (1900) den so bestimmt lautenden Angaben von PAULMIER und MONTGOMERY entgegen tritt. Die sehr ähnlichen Chromatinfiguren, welche er bei den Acridiern fand, deutet er vielmehr so, dass dort die Längsspaltung der Quertheilung voraus geht, was er auch für PAULMIER's und MONTGOMERY's Objecte für wahrscheinlich hält. Wie schwierig ein Verständniss dieser Vorgänge zu gewinnen ist, geht daraus hervor, dass SINÉTY (1901), welcher ebenfalls bei Orthopteren ganz ähnliche Bilder wie MC. CLUNG beobachtete, diese doch im Sinne einer zweimaligen Längsspaltung deuten zu müssen glaubte (vgl. oben p. 587).

sogar bei ein und derselben Mitose, d. h. in ein und derselben Spindel gleichzeitig eine Aequations- und Reductionstheilung der chromatischen Substanz stattfinden kann (WILCOX [1896], GRIFFIN [1899]), wodurch freilich die hohe Bedeutung, welche man diesen Vorgängen beizulegen pflegt, eine wesentliche Abschwächung erfährt.

Als wir die Vermuthung niederschrieben, es möchte sich die Zahl der Thierformen mit Praereductionstheilung noch vermehren, waren die oben besprochenen Untersuchungen von MONTGOMERY über die Hemipteren und Peripatus noch nicht bekannt, und ausser ihnen kommen jetzt noch weitere hinzu. Wir nennen zunächst die von NICHOLS (1901) an Oniscus gewonnenen, die eine Darstellung der Vierergruppen in Form von Stäbchen, Winkeln, Bogen, Ringen etc. geben und entschieden für die erste Reifungstheilung als Quer- oder Reductionstheilung eintreten, während allerdings die Natur der zweiten Reifungstheilung schwerer zu entscheiden, aber wahrscheinlich als Längsspaltung aufzufassen ist. Wie diese Beobachtungen beziehen sich auch die von BOUIN und COLLIN (1901) auf Samenzellen (Myriopoden), doch lauten sie weniger bestimmt; zwar sollte die erste Theilung sicher eine Quertheilung sein, ob die zweite eine Längsspaltung ist, bleibt zweifelhaft, ist aber nicht unwahrscheinlich.

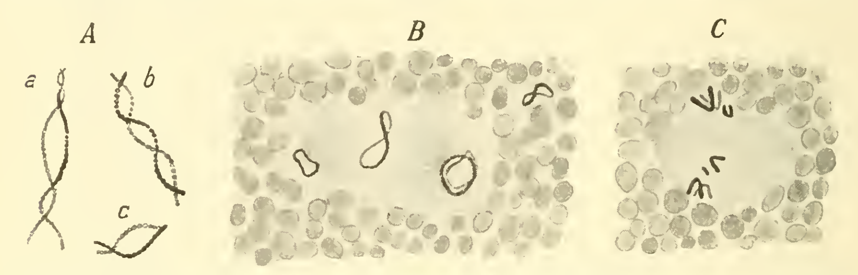


Fig. 351. Ausbildung der Chromosomen im Vorstadium der ersten Reifungstheilung des Eis von Bufo lentiginosus nach HELEN KING.
A, *a*—*c* Chromosomen isolirt, *B* u. *C* Bildung der ersten Richtungsspindel.

Ebenfalls unter die Rubrik der Praereductionstheilung fallen die Untersuchungen von LILLIE (1901) über Unio und HELEN KING (1901) über Bufo, die freilich wegen der nicht genügend sichergestellten Entstehung der Vierergruppen (Unio) und des sehr complicirten Modus in der Bildung der Chromatinfiguren (Bufo) als einigermaassen zweifelhaft anzusehen sind. Nach LILLIE's Auffassung möchte zwar in der ersten Richtungsspindel von Unio die Trennung der Chromosomen im Querspalt und in der zweiten Richtungsspindel entsprechend dem Längsspalt erfolgen, also die Reductions- der Aequationstheilung vorangehen, da aber wie gesagt die Entstehung der Vierergruppen nicht festgestellt werden konnte und die Aehnlichkeit der Chromatinfiguren mit den von GRIFFIN, v. KLINCKOWSTRÖM etc. beschriebenen (vgl. p. 588 ff.) eine grosse ist, so erscheint es doch nicht ausgeschlossen, dass man es mit einer Postreductionstheilung zu thun hat.

Bestimmter lauten die Angaben von HELEN KING über die Eireifung von Bufo, und doch wird man bei einer Vergleichung der betreffenden Bilder mit denen von anderen Vertebraten und in Anbetracht des weiten Sprungs bis zur Bildung der Vierergruppen sich vorläufig bestimmter Zweifel nicht entschlagen können. Im Keimbläschen finden sich 24 getrennte Chromosomen, die sich paarweise und gekreuzt zusammen legen

(Fig. 351 *A*); indem ihre Enden verschmelzen, kommt es zur Bildung von 12 Ringen (Fig. 351 *A*, *B*), diese spalten sich längs (24 Ringe, Fig. 351 *B*), und jetzt erfolgt wieder (entsprechend der früheren Vereinigung von Halbringen zu Ganzringen) eine Theilung der letzteren in 48 Halbringe oder Hufeisen (Fig. 351 *C*). Hieraus gehen dann schliesslich die Vierergruppen hervor, deren 12, bezw. 24 hantelförmige Körper die Aequationsplatte der ersten Richtungsspindel bilden. Bei der ersten Reifungstheilung werden nach KING's Meinung diejenigen Chromosomen von einander entfernt, die ursprünglich zur Bildung des Chromatinrings verschmolzen waren (Reductionstheilung), in der zweiten Richtungsspindel hingegen sollen längsgespaltene Theilhälften von einander getrennt werden (Aequation); 12 Chromosomen, die Hälfte der Normalzahl, bleiben im Ei zurück. Wir begnügen uns mit dieser Darstellung und halten wegen des Vergleichs mit den Reifungstheilungen anderer Amphibien (vgl. p. 576) eine weitere Klärung des Sachverhalts für sehr erwünscht.

Nach einer sehr eingehenden und von sorgfältig ausgeführten Abbildungen begleiteten Untersuchung von R. SCHOCKAERT (1902), die uns bei der Correctur zugeht, können wir noch hinzufügen, dass SCHOCKAERT bei Thysanozoon in Folge einer von den Angaben früherer Autoren (p. 588 ff.) abweichenden Deutung der Chromatinfiguren die Reduction bei der ersten Reifungstheilung sich vollziehen lässt, während bei der zweiten Theilung eine Längsspaltung der Chromosomen erfolgt. Nach seiner Auffassung würde also die Eireifung von Thysanozoon nicht zu den Fällen der Postreductionstheilung zu zählen sein, sondern vielmehr zu der Praereductionstheilung gerechnet werden müssen.

Accessorische Chromosomen bei der Reifungstheilung.

An dieser Stelle möchten wir eine eigenthümliche Erscheinung erwähnen, die bei verschiedenen Insecten und besonders auch bei den oben genannten Hemipteren beobachtet wurde und welche darin besteht, dass in den Vorstadien der Samenreifung und während dieser einzelne Chromosomen eine auffallende Umwandlung erfahren und nicht in gleicher Weise wie die übrigen bei der Theilung functioniren. So geht nach HENKING (1891) bei Pyrrhocoris eins der Chromosomen ungetheilt in die Spermatide über, woraus folgt, dass eine der beiden durch diese letzte Theilung entstehenden Zellen die reducirte Zahl und die andere diese um noch ein Chromosoma vermindert erhält. Diese Beobachtung wurde neuerdings durch PAULMIER (1899) an einem anderen Rhynchoten (Anasa) bestätigt, bei dessen Spermatogenese eine besonders kleine Vierergruppe auftritt, welche bei der ersten Reifungstheilung in zwei Dyaden zerlegt wird; diese letzteren aber theilen sich bei der zweiten Reifungstheilung nicht, sondern jede von ihnen geht ungetheilt in eine der vier Spermatiden über.

Bezüglich dieser Angaben muss auch auf diejenigen von MC. CLUNG verwiesen werden, welche in mancher Beziehung abweichend lauten, überhaupt bedürfen diese als accessorische Chromosomen bezeichneten Elemente der Samenzellkerne trotz mannigfacher darauf verwendeter Untersuchungen noch recht sehr einer weiteren Klärung.

Mit den angeführten Beobachtungen stimmen im Ganzen diejenigen von MONTGOMERY überein, welcher in der Spermatogenese von Pentatoma die Umwandlung eines Chromosoma in einen „Chromatinnucleolus“ beschreibt. Dieser erfährt späterhin eine Theilung wie die

Chromosomen selbst, wird aber unabhängig von diesen auf die Tochterzellen übertragen.

Ganz neuerdings hat man den accessorischen Chromosomen eine grössere Aufmerksamkeit geschenkt, und danach scheinen sie eine weitere Verbreitung zu haben, als man vorher annahm; zunächst zeigte MONTGOMERY (1901) in einer eingehenden Untersuchung wieder für Hemipteren, dass ihre Zahl bei den verschiedenen Arten eine differente ist; meist sind zwei vorhanden (Fig. 352 *A*, *B*), doch können auch vier, fünf bis acht vorkommen. Ihre Zahl ist wie die der Chromosomen, eine fixirte; ihr Verhalten bei der Theilung ist nach MONTGOMERY mit demjenigen der echten Chromosomen zu vergleichen, von denen sie sich besonders durch geringere Grösse und stärkere Färbbarkeit unterscheiden; zwei von ihnen vereinigen sich zur Bildung eines bivalenten „Chromatinnucleolus", der bei der ersten Reifungstheilung wieder in zwei zerlegt wird (Fig. 352 *C* u. *D*).

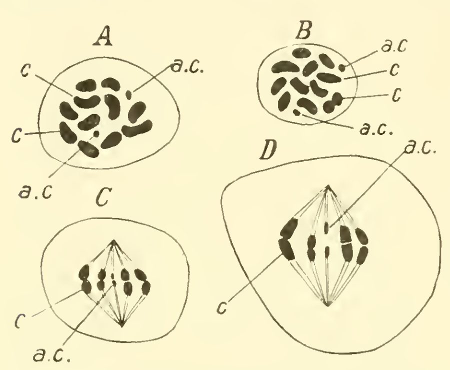


Fig. 352. *A* u. *B* Aequatorialplatte der Spermatogonienspindel von Harmostes reflexulus in der Polansicht, *C* u. *D* erste Reifungstheilung der Spermatocyten von Cymus luridus und Corizus alternatus nach MONTGOMERY.

c Chromosomen, *a. c* accessorische Chromosomen (Chromatinnucleoli).

Besonders deutlich treten die accessorischen Chromosomen nach MC. CLUNG (1899 bis 1901) bei verschiedenen Orthopteren hervor; er beschreibt sie eingehender besonders von Xiphidium und verfolgte sie hier von den Spermatogonien an, durch deren Theilungsstadien und diejenigen der Spermatocyten bis in die Spermatiden. Nach MC. CLUNG's Darstellung sind sie in diesem Fall durch Grösse, Form, Lage und Färbbarkeit sehr auffallend; er glaubte sogar feststellen zu können, dass sie sich am Aufbau des Spermatozoenkopfes betheiligen, welche letztere Angabe freilich noch eines genaueren Nachweises bedarf. Bei Orthopteren hat auch DE SINÉTY (1901 u. 1902) die accessorischen Chromosomen aufgefunden und ihr Verhalten bei der Theilung, sowie in den beiden letzten Zellgenerationen verfolgt. Nach seinen Angaben kommen sie nicht bei allen von ihm untersuchten Arten vor. Wie schon aus der Darstellung MC. CLUNG's hervorging, können sie bei den Orthopteren ganz besonders deutlich ausgebildet sein und prävaliren dann unter Umständen sehr stark gegenüber den echten Chromosomen (Fig. 352*). Schon im Knäuelstadium machen sie sich bemerkbar und treten dann mit der beginnenden Differenzirung der Chromosomen immer deutlicher hervor (Fig. 344* *A*—*D*, p. 586). So sind sie in den Spermatogonien (Fig. 352*) wie in den Spermatocyten (Fig. 344* *J*) vorhanden und betheiligen sich an deren Theilung, wie schon oben erwähnt wurde.

Ausser bei Hemipteren und Orthopteren konnten die accessorischen Chromosomen auch bei Neuropteren, Coleopteren und Lepidopteren nachgewiesen werden (MC. CLUNG 1901); desgleichen sollen sie bei den Myriopoden vorkommen (BLACKMAN 1901),

und Mc. Clung hält es (nach Montgomery's Befunden) für wahrscheinlich, dass sie auch bei Peripatus vorhanden sind; jedenfalls wurden sie auch in den Theilungsstadien der Araneïnen beschrieben (Wallace [1900]), woraus Mc. Clung auf eine noch weitere Verbreitung dieser eigenartigen Gebilde schliesst.

Ueber die Bedeutung der accessorischen Chromosomen Bestimmtes auszusagen, ist vorläufig nicht möglich. Ein gewisses Interesse scheinen sie uns im Hinblick auf die besonders von Boveri energisch vertretene Auffassung von der Individualität der Chromosomen zu beanspruchen, von welcher weiter unten (p. 621) in anderer Verbindung noch die Rede sein wird. Zum Theil hat man sie für degenerirende oder rudimentäre Bildungen gehalten; für Chromosomen, welche in Rückbildung begriffen sind, so dass die betreffende Species eine Verringerung ihrer Chromosomenzahl erfahren würde (Paulmier). Mc Clung, der wie oben erwähnt die accessorischen Chromosomen bis in den Spermatidenkern und Spermatozoenkopf verfolgen zu können glaubte, gründet auf dieses Verhalten eine ganz andere Anschauung und hält es für nicht unwahrscheinlich, dass sie für die Geschlechtsbestimmung maassgebend sind. Obwohl vorläufig irgend ein Anhalts-

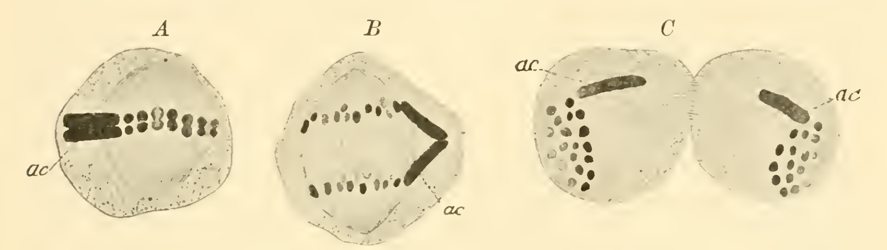


Fig. 352*. Theilungsstadien der Spermatogonien von Orphania denticauda mit den accessorischen Chromosomen (*ac*) nach de Sinéty.

punkt für diese Annahme nicht vorliegt, lässt sich im Hinblick auf die Thatsache, dass der einen Samenzelle ein accessorisches Chromosoma zugetheilt wird, der anderen aber nicht, die Frage immerhin als discutabel erklären, zumal andere für die Geschlechtsdifferenzirung in Betracht kommende Momente bisher so gut wie gänzlich fehlen (man vgl. hierzu p. 377 u. 689).

Zweimalige Reductionstheilung.

Auf dem schwierigen und noch wenig geklärten Gebiet der Reductionsfrage erscheint es als das Gebotene, sich nach Möglichkeit an diejenigen Beobachtungen zu halten, welche durch besonders genaue und eingehende Untersuchung des betreffenden Objects oder dadurch verbürgt erscheinen, dass sie am gleichen oder auch an anderen Objecten wiederholt wurden und ihre Bestätigung fanden. Die zuletzt angestellten Betrachtungen führten uns nun schon zu einigen, in Folge der Schwierigkeit der Beobachtung weniger sicheren Fällen, in denen es zweifelhaft bleiben musste, welche von den beiden Reifungstheilungen als Reductionstheilung anzusehen ist. Gleichzeitig eröffnet sich die Frage, ob nicht in Folge einer besonderen Anordnung, Umlagerung und vor der Theilung eintretenden Trennung der Componenten der Vierergruppen in beiden Reifungstheilungen eine (wenn auch nur theilweise) Reduction stattfinden kann. Dieser Fall könnte nach

Julin's Darstellung bei der Eireifung einer Ascidie (Styelopsis grossularia) eintreten, indem die Spalthälften der Chromosomen von einander getrennt werden sollen (vgl. p. 597), so dass nicht mehr zu ersehen ist, welche Spalthälften bei den nunmehr eintretenden Reifungstheilungen von einander entfernt werden, und das Stattfinden einer Reduction mindestens wahrscheinlich ist. Bei der Samenreifung würde nun eine solche thatsächlich und ganz zweifellos erfolgen, indem bei ihr die Längsspaltung der Chromosomen überhaupt unterbleiben bzw. erst nach der vollzogenen zweiten Reifungstheilung auftreten soll. In diesem Fall würden also, wenn die Beobachtung auf Richtigkeit beruht, in beiden Theilungen ganze (ungetheilte) Chromosomen getrennt werden und so beide Male eine Reduction stattfinden. Damit würde also die Zahl der Typen der Reifungstheilungen um einen weiteren vermehrt sein, der darin besteht, dass beide Theilungen „Reductionstheilungen“ sind.

Man ist bei dieser Darstellung zu einer gewissen Vorsicht genöthigt, da eine zweimalige Reduction mehrfach beschrieben wurde, ohne dass sie eine Bestätigung fand; so gab Ishikawa für die Copepoden (Diaptomus) eine derartige Schilderung der Reifungstheilungen, die nach den von Rückert und Häcker an Copepoden und sogar an Vertretern derselben Gattung angestellten Beobachtungen als unwahrscheinlich bezeichnet werden muss. Ebenso hatte Montgomery (1898 und 1899) für Euchistus (Pentatoma) anfangs eine zweimalige Reduction angenommen, um sich dann selbst dahin zu berichtigen, dass nur die erste Reifungstheilung eine Reductions-, die zweite aber eine Aequationstheilung sei, wie bereits oben erwähnt wurde. Diejenigen Angaben, welche eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich haben und bisher wenigstens nicht widerlegt wurden*), beziehen sich auf die Spermatogenese zweier Insecten, nämlich einer Heuschrecke (Caloptenus femur-rubrum) und des Seidenspinners (Bombyx mori), wie sie von Wilcox (1895 u. 1896) und Toyama (1894) dargestellt wird.

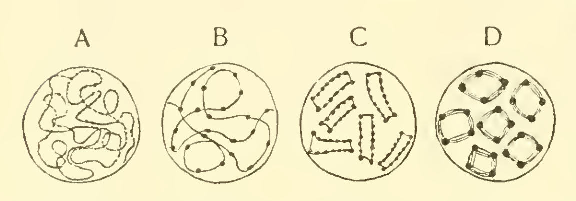


Fig. 353. Bildung der Vierergruppen in den Spermatocyten von Caloptenus femur-rubrum, in schematisirter Darstellung nach Wilcox.

Für Caloptenus beschreibt Wilcox in recht detaillirter Weise, wie in den Kernen der Spermatocyten I. Ordnung zunächst ein Zerfall des Chromatinfadens in 12 Segmente stattfindet (Fig. 353 *A*, *B* u. Fig. 353* *A*, *B*). Diese erscheinen an beiden Enden verdickt, und wie der spätere Verlauf der Theilung ergibt, ist jedes von ihnen als ein Doppelchromosom aufzufassen, das später durch Quertheilung in zwei Chromosomen zerfallen wird. Nunmehr legen sich die 12 stäbchenförmigen Doppelchromosomen paar-

*) Hierzu ist jetzt allerdings zu bemerken, dass Mc. Clung (1900) auf Grund seiner Untersuchungen über die Spermatogenese verschiedener Acridier die Giltigkeit der Angaben von Wilcox besonders desshalb in Zweifel zieht, weil die von diesem vermisste Längsspaltung in Wirklichkeit vorhanden sei. Nach Mc. Clung's Auffassung findet hier nicht eine zweimalige Reductions-(Quer-)theilung statt, sondern bei der ersten Reifungstheilung erfolgt eine Längsspaltung, bei der zweiten eine Quertheilung der Chromosomen (vgl. hierzu p. 587).

weise an einander (Fig. 353* *B*), und indem sich die verdickten Enden der beiden Paare unter einander verbinden, entstehen sechs ringförmige Bildungen mit je vier verdickten Parthien (Fig. 353 *C* u. *D*). Diese stellen sich in den Aequator der ersten Reifungsspindel ein. Bei der Theilung weichen sie zu je zwei Paaren aus einander, und während die erste Spindel sechs viertheilige Chromosomengruppen enthielt, finden sich in der zweiten nunmehr sechs zweitheilige Gruppen. Indem auch diese bei der Theilung der Spermatocyten II. Ordnung (zweite Reifungsspindel) in ihre beiden Bestandtheile zerlegt werden, erhält der Spermatidenkern nur sechs eintheilige Chromosomen.

Die von Wilcox vertretene Auffassung dieses Vorgangs ist folgende. Die Normalzahl der Chromosomen beträgt 12, welche Zahl sich auch in den Spermatogonien findet. Dieselbe Zahl sahen wir in den Spermatocyten I. Ordnung auftreten; eine Reduction der Chromosomenzahl ist somit vor Beginn der Reifungstheilungen nicht eingetreten, im Gegentheil ist eher eine Vermehrung auf die doppelte Anzahl (24) zu bemerken, in so fern die 12 Chromosomen (durch Quertheilung) je zwei neue Chromosomen liefern. Diese bleiben freilich zunächst nicht nur vereinigt, sondern es findet sogar die weitere Concentration auf sechs Vierergruppen statt. Man sieht, dass diese Auffassung der Vierergruppen eine gewisse Aehnlichkeit mit derjenigen O. Hertwig's hat, indem auch er deren Bestandtheilen eine grössere Selbstständigkeit zuschrieb, mit dem grossen Unterschied allerdings, dass nach ihm die Vierergruppen durch zweimalige Längsspaltung der Chromosomen entstanden sind, während Wilcox sie durch Quertheilung entstehen lässt und somit berechtigt ist, ihre einzelnen Parthien als selbstständige Chromosomen aufzufassen. Somit werden bei beiden Reifungstheilungen ganze Chromosomen, nicht deren Spalthälften, von einander entfernt, und wenn nach Wilcox' Auffassung die Vierergruppe zu schreiben ist $\frac{a\,|\,b}{c\,|\,d}$, so erfolgt bei der ersten Theilung die Trennung in die Zweiergruppen $\begin{array}{c|c} a & b \\ \hline\hline c & d \end{array}$ oder $\frac{a}{c} \Big\| \frac{b}{d}$ und bei der zweiten Theilung in die eintheiligen Chromosomen $a \,||\, b$, $c \,||\, d$ oder $\overset{a}{\underset{c}{=}}$, $\overset{b}{\underset{d}{=}}$. Beide Reifungstheilungen sind also nach dieser Auffassung Reductionstheilungen.

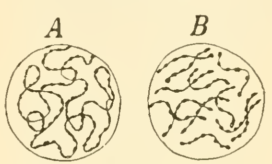


Fig. 353*. In Ergänzung der Fig. 353 zeigen *A* u. *B* den Zerfall des Fadenknäuels in die 12 Chromosomen und deren paarweises Aneinanderlegen in den Spermatocyten von Caloptenus. Sie würden sich zwischen *B* u. *C* der Fig. 353 einschieben (nach Wilcox).

Entsprechend aufzufassen würden die Vorgänge bei der Samenreifung von Bombyx mori sein, soweit man dies aus der ziemlich kurz gefassten Darstellung von Toyama zu beurtheilen vermag. Bei dieser Form werden typische Vierergruppen gebildet, jedoch soll von einer Längsspaltung auch hier nicht die Rede sein. Die Chromosomen, welche

A B C D E F G H I K O N M L

Fig. 354. Reifungstheilungen und Bildung der wurmförmigen (oligopyrenen) Spermatozoen von Paludina vivipara nach MEVES.

A—D Erste Reifungstheilung: *A* Dyasterstadium, *B* u. *C* Verstreuung der Chromosomen, *D* Ausbildung der Kerne, *E—K* zweite Reifungstheilung, *E—G* Vertheilung der Centrosomen und Auftreten der Strahlungen, *H* Sammlung der Centrosomen an den beiden Polen, *I* u. *K* Ausbildung der Kerne und Uebertreten der Chromosomen in die eine Zelle, Auftreten der Axenfäden, *L—O* einige Stadien der Ausbildung der Spermatozoen, allmälige Streckung der Zelle, Umwandlung des Kerns und der Centrosomen.

in den Spermatocyten I. Ordnung in der Normalzahl auftreten, erfahren (während der ersten Reifungstheilung) eine nochmalige Quertheilung, so dass demnach wie bei Caloptenus ihre Zahl verdoppelt würde und somit sowohl die erste wie die zweite Reifungstheilung eine Reductionstheilung wäre. Die Zahlenreduction der Chromosomen würde hier ganz wie bei Caloptenus durch die Reifungstheilung selbst erfolgen, und jedenfalls ist am Ende derselben die reducirte Zahl, d. h. die Hälfte der Chromosomen, vorhanden.

Chromatinabgabe bei den Reifungstheilungen abweichender Spermatozoenformen.

Eine sehr eigenartige Verminderung des Chromatingehalts scheint bei solchen abweichenden Spermatozoen vorzukommen, deren Kerne im ausgebildeten Spermatozoon sehr stark zurüktreten, wie dies z. B. bei den sog. wurmförmigen (oligopyrenen) Samenfäden der Paludina (vgl. p. 460) und in noch höherem Maasse bei den langen (nach MEVES ganz kernlosen, apyrenen) Samenfäden von Pygaera der Fall ist.

Bei der Theilung der Spermatocyte I. Ordnung von Paludina wird nach der von MEVES (1902) gegebenen Darstellung eine Anzahl von Chromosomen ziemlich regellos im Zellkörper zerstreut (Fig. 354 *A* u. *B*) und nur einige von ihnen, die gewöhnlich in der Nähe der Spindelpole liegen bleiben, bewahren ihre Chromosomennatur bezw. werden zu Kernen umgewandelt. Es ist nicht nöthig, dass diese in einem Kern vereinigt werden, wie es sonst der Fall zu sein pflegt, sondern jedes dieser Chromosomen kann ein einzelnes Kernbläschen bilden (Fig. 354 *C*, *D*); auch kehren hier die Kerne im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Verhalten zwischen den beiden Reifungstheilen in die Ruhe zurück, obwohl dies allerdings auch sonst gelegentlich bei dem einen oder anderen Object beobachtet worden ist (vgl. p. 577). Die übrigen Chromosomen gehen verloren und werden allmälig vom Cytoplasma resorbirt. Zu erwähnen ist noch als weiterhin bedeutsam, dass an den Polen anstatt des einen oder verdoppelten Centrosomas eine Gruppe von Körnchen vorhanden ist (Fig. 354 *C* u. *D*).

Die mit einem grösseren oder mehreren kleineren Kernbläschen versehenen Spermatocyten II. Ordnung bereiten sich zur Theilung vor, indem abermals Chromosomen zur Ausbildung gelangen, und die Centralkörper können nach allen Seiten aus einander weichen (Fig. 354 *E—G*). Von ihnen gehen Strahlungen aus, welche allmälig die Chromosomen in ihren Bannkreis ziehen, nachdem die Kernmembranen aufgelöst wurden. Die dicht an der Zellperipherie gelegenen Centrosomen (*G*) sammeln sich nunmehr an den beiden Polen der etwas in die Länge gestreckten Zelle (*H*); die Spindelbildung und Theilung der Spermatocyte erfolgt jetzt (*I*, *K*); die Chromosomen bilden sich wieder zu Kernen um, diejenigen aber, welche von der ersten

Theilung her noch vorhanden sind, werden nicht auf die beiden Tochterplatten vertheilt, sondern gelangen auffallender Weise nur in eine dieser Zellen (Fig. 354 *I, K*), wo sie nach und nach der Auflösung verfallen.

An den beiden Spermatiden hatte sich schon, als sie noch verbunden waren, von den Centrosomen ausgehend die Anlage der Axenfäden gezeigt (*I, K*). Proximale Theile der Centrosomen rücken in der von früher her bekannten Weise (vgl. p. 498 ff.) auf den Kern zu, während die distalen Theile an der Zellperipherie liegen bleiben (Fig. 354 *L*); der Kern wird chromatinärmer und macht auch sonst sehr charakteristische Umwandlungen durch, seine Verbindung mit den proximalen Centrosomen bleibt erhalten, die Axenfäden sind bedeutend länger geworden, der Kern ist an das eine Ende der Spermatide gerückt, die Zelle selbst beginnt sich zu strecken (Fig. 354 *M—O*); kurz, es werden diejenigen Veränderungen durchlaufen, welche zur Ausbildung der Spermatozoen führen. Auf diese soll aber nicht eingegangen werden, und wir verweisen in dieser Beziehung auf die früher (p. 461) gegebene Darstellung.

Hier interessiert vor allen Dingen die merkwürdige Form der Chromatinverminderung; die Kerne geben einen sehr beträchtlichen Theil des Chromatins ab und gehen so in die Ausbildung der Spermatide ein, wie dies schon von verschiedenen Forschern beobachtet wurde (p. 462) und nun in klarer Weise durch Meyes gezeigt wird.

Noch auffallender würde dieser Vorgang bei Pygaera sein, wenn bei den langen Spermatozoen dieses Schmetterlings thatsächlich die gesammte Kernsubstanz verloren ginge, wie Meves es darstellt. In ähnlicher Weise wie bei Paludina sollen nach seiner Beobachtung die Chromosomen, und zwar in diesem Fall ausnahmslos, nach der letzten Spermatocytentheilung in das Cytoplasma gelangen und hier einer allmäligen Auflösung verfallen. Bei Pygaera werden die Chromosomen auf beide Zellen vertheilt, und bei der beginnenden Ausbildung der Spermatide findet man sie am vorderen Ende derselben in einer Anschwellung des Cytoplasmakörpers liegen; doch hebt Meves ausdrücklich hervor, dass sie sich zu keinem bleibenden Theil des Spermatozoons umbilden, sondern er beschreibt vielmehr, wie sie allmälig nach hinten hin verlagert werden, wo sie einer allmäligen Umwandlung und Auflösung verfallen sollen. Die ausgebildeten Spermatozoen dieser Form beständen nur aus einem Schwanzfaden, welcher vorn mit einem kleinen Knöpfchen beginnt, und zwar rühre dieses letztere vom Centrosoma her. Nach der gegebenen Darstellung würde also bei diesen Spermatozoen thatsächlich die gesammte Kernsubstanz verloren gehen; welche Function sie haben und ob ihnen überhaupt eine solche zukommt, ist zweifelhaft (vgl. Cap. V, p. 458 ff.).

3. Wesen und Bedeutung der Chromatinreduction.

Nachdem wir die verschiedenen Modalitäten der Reifungstheilungen im Speciellen kennen lernten, können wir der Frage nach dem Wesen der Reduction etwas näher treten. Dass eine Reduction des Chromatins stattfindet, ist zweifellos und ergibt sich jedenfalls aus dem Endresultat der Reifungstheilungen, d. h. aus der verringerten Zahl der Chromosomen, die in den zur Befruchtung vorbereiteten Kernen vorhanden sind. Die Art und Weise, wie sich die

Reduction vollzieht, muss aber als zweifelhaft angesehen werden, und es scheint, dass sie in verschiedener Weise erfolgen kann.

Bei der Deutung der Chromatinreduction haben hauptsächlich zwei Momente eine wichtige Rolle gespielt. Das erste verlangt bei der Reifung der Geschlechtszellen eine Zurückführung des Chromatins auf die Hälfte seines normalen Bestandes, damit dieser letztere bei der Vereinigung der beiden Zellen wieder hergestellt und eine stärkere Anhäufung der chromatischen Substanz vermieden werde. Hiernach findet also eine Reduction der Chromosomenzahl und der Masse des Chromatins während oder auch vor den beiden Reifungstheilungen statt. (E. van Beneden, O. Hertwig, Boveri u. A.) Das andre Moment berücksichtigt mehr die Qualität der bei diesen Theilungen in Frage kommenden Chromatinparthien. Indem hier das Chromatin als der Träger der vererblichen Eigenschaften angesehen, ihm also eine sehr wichtige Bedeutung zugeschrieben wird*), muss dementsprechend auch ein grösseres Gewicht auf den Theilungsmodus gelegt werden, zumal man geneigt war, jenen Substanzen eine regelmässige Anordnung innerhalb der Chromatinfiguren zuzuschreiben (Roux, Weismann); es erschien somit von besonderer Bedeutung, ob im Sinne einer echten Mitose nur eine Längsspaltung der Chromosomen stattfindet, oder ob bei der Theilung, wie man annahm, ganze Chromosomen entfernt werden. Man unterschied desshalb die beiden Reifungstheilungen als Aequations- und Reductionstheilung, wie wir bereits hörten (p. 572), und legte dabei in so fern auf die letztere ein besonders grosses Gewicht, als bei ihr mit der Entfernung ganzer Chromosomen eine qualitative und nicht nur eine quantitative Reduction erfolgen solle (Weismann, vom Rath, Rückert, Häcker u. A.). Indem es sich dabei vor Allem um die weiblichen Geschlechtszellen handelt, findet bei ihnen mit der Ausstossung der Richtungskörper direct ein Verlust dieser chromatischen Substanz statt, während dieselbe bei der Reifung der Spermatocyten doch wenigstens auf verschiedene Zellen vertheilt wird. Da Chromatinparthien verschiedener Qualität entfernt werden, so müssen auch die bei den Reifungstheilungen entstehenden Zellen von verschiedenartiger Beschaffenheit sein. Nach dieser zweiten Auffassung hat man es also hier mit der Reduction im engeren Sinne, der qualitativen Reduction, zu thun.

Ehe wir uns in eine weitere Discussion der Reductionsfrage begeben, sei noch auf einen Punkt hingewiesen, welcher dieselbe zum Theil, d. h. wenigstens in so weit sie sich auf die qualitative Reduction bezieht, überflüssig machen könnte. So wie man gegenüber der von der bei Weitem grösseren Mehrzahl der neueren Forscher angenommenen hohen Bedeutung des Kerns für die Uebertragung der vererblichen Eigenschaften von anderer Seite geltend machte, dass diese Auffassung durchaus nicht genügend gestützt sei — wir erinnern nur an die gegen E. van Beneden, Weismann, O. Hertwig, Strasburger, Kölliker, Boveri u. A. vorgebrachten Einwände von Hensen (1885), Whitmann (1888), R. S. Bergh (1892) —, so hat man Aehnliches auch gegen das Chromatin als den „Träger der vererblichen Eigenschaften" eingewandt. Wir möchten bezüglich dieser in verschiedener Form

*) Man vgl. hierzu auch das in dem Anhang über die Vererbungstheorie p. 711 ff. Mitgetheilte.

wiederkehrenden Anschauungen nur auf zwei neuere Arbeiten, die von R. Fick (1899) und E. V. Wilcox (1901), hinweisen. Darauf fussend, dass die Chromosomen in Wirklichkeit vergängliche Bildungen seien, welche sich aus kleinen Chromatinbestandtheilen zusammensetzen und wieder in solche auflösen, also schwinden und wieder auftreten können, sprechen die genannten Autoren jenen feinen Unterschieden, wie sie in der „Aequations“- und „Reductionstheilung“ zum Ausdruck kommen, jeden Werth ab. Nach dieser Auffassung wäre also auf die verschiedenen Modalitäten der Chromatinvertheilung, wie sie bei den Reifungstheilungen beobachtet werden und im Vorstehenden eingehend beschrieben wurden, keinerlei Gewicht zu legen. In mancher Beziehung kämen hierbei auch die neueren Ausführungen von Lebrun (1902) über die Bedeutung der Chromatinfiguren bei den Reifungstheilungen in Betracht (vgl. p. 579), und es stimmen damit wenigstens bis zu einem gewissen Grade die neuerdings von Delage (1901) geäusserten Anschauungen überein, der allerdings in der geringen Werthung der bei den Reifungstheilungen auftretenden Chromatinstructuren nicht so weit geht, wie die erstgenannten beiden Autoren, aber ebenfalls die ihnen beigelegte grosse Bedeutung und speciell auch diejenige der Unterschiede in dem Verlauf der Reifungstheilungen nicht anerkennen kann; auch bei ihm stehen diese Anschauungen damit im Zusammenhang, dass er aus später noch zu ersehenden Gründen durchaus gegen die Individualitäts-Hypothese der Chromosomen eingenommen ist.

Es ist richtig, dass bei der Beurtheilung dieser Dinge die Constanz oder Individualität der Chromosomen eine wichtige Rolle spielt; sie ist bekanntlich von einzelnen Autoren mit grosser Entschiedenheit vertreten, von anderen hingegen ebenso bestimmt in Abrede gestellt worden; wir nennen von ersteren nur Boveri und E. B. Wilson, von letzteren R. Fick und Delage und verweisen im Uebrigen auf p. 621 ff. u. 689, sowie auf die von Wilson in seinem Buch über die Zelle (II. Aufl., p. 294) gegebene Darstellung. Für den uns hier interessirenden speciellen Fall der Reifungstheilungen dürfen wir aber hinzufügen, dass auch in neueren, eingehenden Untersuchungen, wie z. B. in denjenigen von Montgomery (1901), die Individualität der Chromosomen mit aller Entschiedenheit aufrecht erhalten wird. Montgomery beschreibt, wie bei der Spermatogenese von Peripatus und den Hemipteren die Chromosomen von der Theilung der Spermatogonien bis zu den Reifungstheilungen in ihren Umrissen stets nachweisbar seien und also ihre Individualitat hier ohne Weiteres zu Tage trete. Weitere Untersuchungen gerade über dieses wichtige Verhalten der Chromosomen sind gewiss erforderlich. Vorläufig ist jedenfalls schwer zu sagen, ob diejenigen das rechte treffen, welche den verschiedenen bei der Chromatinreduction sich abspielenden Vorgängen keine besondere Bedeutung zuschreiben oder ob die bis jetzt weit grössere Zahl der Forscher im Recht ist, welche diese Vorgänge mehr oder weniger hoch bewerthet. Auch wir möchten übrigens auf die Verschiedenheiten, wie sie sich bei den Reifungstheilungen der einzelnen Thierformen zeigen, kein allzu grosses Gewicht legen und ihnen jedenfalls nicht jene hohe Bedeutung zuschreiben, wie diejenigen Forscher es thun, welche in den Chromosomen die Vererbungssubstanzen in regelmässiger Anordnung vorhanden sein lassen. Immerhin muss es eine und gewiss nicht unwichtige Bedeutung haben, dass die Reifungstheilungen in einer so

characteristischen und von der echten Mitose in bestimmter Art abweichendenden Weise verlaufen. Schon aus diesem Grunde erschien es nöthig, die einzelnen Modalitäten der Chromatinreduction kennen zu lernen und mit einander zu vergleichen, wesshalb wir eine so eingehende Schilderung dieser Vorgänge für wünschenswerth hielten, wie sie im Vorhergehenden (p. 573 ff.) gegeben wurde.

Wir sprachen oben von der sog. qualitativen Reduction des Chromatins und müssen nochmals auf sie zurückkommen. Diese qualitative Reduction ist naturgemäss verbunden mit einer Reduction der Chromatinmasse. Was aber im Allgemeinen die quantitative Reduction des Chromatins betrifft, so lässt sich über dieselbe schwer ein bestimmtes Urtheil abgeben. Das im Kern und speciell auch in den Kernen der Geschlechtszellen enthaltene Chromatin zeigt zu verschiedenen Zeiten ein höchst differentes Verhalten; so sieht man z. B. das Keimbläschen in einem früheren Stadium der Eireifung von einem dichten Chromatinknäuel erfüllt; der Faden erfährt sodann eine ganz bedeutende Verkürzung und zerfällt schliesslich in wenige Chromatinschleifen, die sich ihrerseits wieder so stark verkürzen, dass die nunmehr vorhandenen Chromosomen in gar keinem Verhältniss zu dem ursprünglichen Fadenknäuel stehen. Obwohl hierbei die Masse des Chromatins ganz erheblich vermindert wurde, kann man von einer Reduction im eigentlichen Sinne doch nicht sprechen. Es braucht hierbei weder eine Abgabe von Substanz noch eine Aenderung der Chromosomenzahl stattgefunden zu haben, sondern es handelt sich mehr um innere Umbildungsvorgänge des Chromatins, um eine Art Condensation desselben, wenn man es so ausdrücken will. Derartige Vorgänge der Abnahme und Zunahme des Chromatins sind in den Kernen vieler Zellen und auch der Geschlechtszellen sehr verbreitet, doch reicht die bisherige Kenntniss der innerhalb des Kerns sich abspielenden Processe nicht aus, um einigermaassen Sicheres über die Bedeutung dieser Vorgänge aussagen zu können. Nichts desto weniger findet zweifellos bei den Reifungstheilungen auch eine Reduction der Chromatinmasse statt. Ein Blick auf den Verlauf dieses Theilungsvorgangs zeigt, dass die Chromatinmasse dabei bedeutend verringert wird (Fig. 334 u. 337, p. 564 u. 568). Nehmen wir z. B. eine der Vierergruppen an, so kommt nur einer der vier Bestandtheile auf jede der neu gebildeten vier Zellen (Ei bezw. Spermatiden), d. h. es ist eine Viertheilung der Chromatinmasse eingetreten. Nun findet ein solcher Verlust von Chromatin naturgemäss bei jeder Zelltheilung statt, aber hier liegen die Verhältnisse eben in so fern anders, als zwischen den beiden Theilungen der Kern nicht wieder in die Ruhe zurückkehrt und in Folge dessen nicht in der Lage ist, die während des Ruhestadiums sich vollziehende Ergänzung seiner chromatischen Substanz vorzunehmen. Allem Anschein nach spielen diese rasch aufeinander folgenden Theilungen eine wichtige Rolle, und man darf annehmen, dass sie für den Reductionsvorgang von ganz besonderer Bedeutung sind. Ob sich auch eine qualitative Reduction damit verbindet, wie von verschiedenen Seiten angenommen wird, hängt jedenfalls von der Constitution des Chromatins ab und muss dahin gestellt bleiben, da man diese leider noch nicht genügend kennt.

Vielleicht geben Boveri's neue Arbeiten auf experimentellem Gebiet („Ueber mehrpolige Mitosen etc." 1902) der Hoffnung Raum, dass

man in dieser Richtung weiter gelangen kann, da er durch Versuche und Beobachtungen an dispermen Eiern eine Verschiedenwerthigkeit der Chromosomen feststellen konnte, die freilich auch die Vorgänge bei den Reifungstheilungen vielfach in einem ganz anderem Licht erscheinen lassen würde.

Klar und deutlich tritt jedenfalls die Reduction der Zahl der Chromosomen in die Erscheinung, d. h. deren Zurückführung auf die Hälfte, die dann bei der Befruchtung wieder auf die Normalzahl gebracht wird. Leider ist es aber auch hierfür nicht gelungen, eine Uebereinstimmung darüber herbeizuführen, wie und wann die Reduction stattfindet. In dieser Beziehung bestehen bei verschiedenen der darauf hin untersuchten Objecte ganz erhebliche Differenzen, so stellte besonders Boveri für Ascaris fest, dass die Chromosomen schon vor Beginn der Reifungstheilung in der reducirten Zahl im Kern auftreten, und andere Forscher schlossen sich seiner Auffassung für solche Objecte an, bei welchen die Reifungstheilungen nach dem eumitotischen Typus verlaufen. Auf welche Weise diese Reduction erfolgt, liess sich bis jetzt nicht beobachten. Die in der reducirten Zahl vorhandenen Chromosomen erfahren eine zweimalige Längsspaltung, worauf bei den Reifungstheilungen die Trennung dieser Spaltstücke in der früher beschriebenen Weise erfolgt (Fig. 334—337 u. 340, p. 564 ff. u. 576). Die reducirte Chromosomenzahl ist also bereits beim Beginn der Reifungstheilung vorhanden und bleibt bis zu deren Ende erhalten (p. 573 ff.).

Nun tritt die reducirte Zahl auch in anderen Fällen schon am Anfang der Reifungstheilung auf, wie bereits früher gezeigt wurde, und zwar bei dem pseudomitotischen Typus (Fig. 341—343, p. 582 ff.), aber hier liegen die Verhältnisse doch in so fern ganz anders, als die Reduction in Wirklichkeit nur eine scheinbare ist. In Folge des Unterbleibens der letzten Quertheilung beträgt die Chromosomenzahl zunächst nur die Hälfte, indem jedoch diese Quertheilung später doch noch eintritt, freilich zumeist nicht zu einer völligen Trennung der Chromosomen führt, wird die Normalzahl wieder hergestellt, und die Zahlenreduction erfolgt thatsächlich erst während der Reifungstheilungen und durch dieselben.

Erklärt man sich im Fall der eumitotischen Reifungstheilung unter Voraussetzung der Individualität der Chromosomen die Zahlenreduction etwa durch Aneinanderlegen der Chromosomen in der Weise, dass sie sich mit den Enden vereinigen, so wäre eine Verbindung dieses Typus mit der pseudomitotischen Reifungstheilung gegeben, aber die eine Längsspaltung wäre dann nur scheinbar eine solche, in Wirklichkeit jedoch eine Quertheilung. Würde dagegen ein solches Aneinanderlegen der Chromosomen und trotzdem eine zweimalige Längsspaltung stattfinden, so träte jedenfalls eine sehr innige Vereinigung der Chromosomen ein, und diese könnte für die bei der Befruchtung stattfindenden Vorgänge in so fern von grosser Bedeutung sein. Jedenfalls liegt es nahe, der zeitweisen Vereinigung der Chromosomen bei der Pseudoreduction wie auch bei der Reduction selbst eine noch andere Bedeutung zuzuschreiben, nämlich die der Vereinigung der bis dahin getrennt gebliebenen väterlichen und mütterlichen Chromosomen, wobei immer die Annahme einer Individualität der Chromosomen zu Grunde gelegt ist. Hiervon wird noch die Rede sein müssen, wenn wir erst den Befruchtungsvorgang kennen gelernt haben (vgl. p. 688).

Scheinbar ist, wie gesagt, auch im Fall der pseudomitotischen Reifungstheilung eine Reduction von Anfang an vorhanden (Pseudo-

reduction), doch kennt man Objecte, bei denen dieses nicht der Fall ist, so z. B. Ophryotrocha, in deren Keimbläschen die Chromosomen in der Normalzahl auftreten und die Pseudoreduction erst später durch Aneinanderlagerung je zweier Chromosomen zu Stande kommt (p. 593). Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei der Spermatogenese von Helix sowie bei den Hemipteren, da auch hier in den Spermatocyten I. Ordnung zunächst die Normalzahl der Chromosomen vorhanden ist und erst durch Zusammenlegung je zweier derselben die reducirte Zahl entsteht (p. 591 u. 596). Es handelt sich also in diesen Fällen thatsächlich nur um eine scheinbare Reduction, und die eigentliche Reduction wird jedenfalls durch die Reifungstheilungen herbeigeführt.

Dem ersteren dieser Vorgänge, welchen wir als eumitotische Reifungstheilung bezeichneten, ist man zunächst geneigt in so fern einen höheren Grad von Wahrscheinlichkeit zuzuschreiben, als beide Theilungen in Form von echten Mitosen verlaufen, während bei dem zweiten, der sog. pseudomitotischen Reifungstheilung, eine der beiden Theilungen dem Schema der Mitose nicht entspricht, da bei ihr nicht Spalthälften der Chromosomen von einander entfernt werden. Andererseits weicht dieser Modus in so fern wieder weniger von der gewöhnlichen Mitose ab, als am Beginn der Theilung die Normalzahl der Chromosomen (in offener oder verdeckter Weise) vorhanden ist, während bei dem eumitotischen Typus ein Theil der Chromosomen (auf eine bisher nicht aufgeklärte Weise) verschwunden sein soll. Man sieht, dass beide Typen auf besondere Weise von dem gewöhnlichen Verlauf des Theilungsvorgangs abweichen und während man in der einen Beziehung dem ersten Modus einen Vorzug geben möchte, scheint wieder in anderer Beziehung der zweite ihn zu verdienen.

Wie früher bereits ausführlich gezeigt wurde, spielen bei den Reifungstheilungen die Vierergruppen eine wichtige Rolle; wir sahen, dass sie in der Hälfte der Normalzahl auftreten und auf recht verschiedene Weise gebildet werden sollen, nämlich im einen Fall durch zweimalige Längsspaltung, im anderen Fall durch Längsspaltung und Quertheilung. Die Schwierigkeit in der Erklärung der Reduction findet somit gleichzeitig ihren Ausdruck in der Differenz der Ansichten von der Entstehung der Vierergruppen.

Erklärt man die frühzeitige Reduction bei der eumitotischen Reifungstheilung durch das vollständige Unterbleiben der letzten Quertheilung, wie es geschehen ist, so ist man gleichzeitig geneigt, jedem der in der halben Normalzahl auftretenden Chromosomen den doppelten Werth zuzuschreiben so wie denen des pseudomitotischen Typus, welche nachher noch die Quertheilung durchmachen. Diese Auffassung scheint aber nach den früher davon gegebenen Darstellungen thatsächlich unmöglich zu sein, da sich diese Chromosomen später durchaus einheitlich verhalten und eben durch zweimalige Längsspaltung die Vierergruppen liefern sollen. Wenn die Beobachtungen der Autoren hierin das Richtige treffen und man an dem grossen Unterschied zwischen Längsspaltung und Quertheilung festhalten will, so würde thatsächlich in der Entstehungsweise der Vierergruppen eine zur Zeit völlig unlösliche Schwierigkeit bestehen, es sei denn, dass man auf jene kleinsten Elemente zurückgeht, welche die Chromosomen zusammensetzen, wie es die Untersuchungen Brauer's in besonders klarer Weise gezeigt haben. So erscheint es nicht unmöglich, dass jene beträchtlichen Verschiedenheiten, welche bezüglich

der Bildung der Vierergruppen durch Längsspaltung oder Quertheilung bestehen, in der Art und Weise des Zustandekommens jener Mikrotetraden, durch deren Zusammenlagerung der Chromatinfaden gebildet wird, ihre Erklärung finden könnten, nur vermögen wir leider Sicheres darüber bisher nicht auszusagen (Brauer, Sabaschnikoff, vgl. p. 574 ff.). Es braucht kaum hinzugefügt zu werden, dass allen diesen Beobachtungen die Idee von der qualitativen Verschiedenheit der „Mikrosomen" zu Grunde liegt, welche die Chromosomen zusammensetzen, und dass ihre Bedeutung sich wesentlich vermindert oder ganz zurücktritt, wenn diese Annahme nicht das Richtige trifft.

Von vorn herein ist man zu der Annahme geneigt, dass so weitgehende Verschiedenheiten der vorbereitenden Vorgänge, die zu sehr übereinstimmenden Ergebnissen führen, in Wirklichkeit nicht vorhanden sein möchten und vielleicht nur durch die grosse Schwierigkeit der Beobachtung zu erklären sind, einstweilen freilich, da sich die sehr bestimmt lautenden Angaben erfahrener Forscher fast diametral gegenüberstehen, wird man zu einem solchen Urtheil nicht berechtigt sein und wird die grossen Differenzen im Verlauf der Reifungserscheinungen vorläufig als Thatsache hinnehmen müssen. Sollte sich dann später herausstellen, dass die Differenzen bestehen bleiben, so könnte man diesen Vorgängen nicht mehr die grosse Bedeutung zuschreiben, welche man ihnen heute beilegt, sondern man müsste annehmen, dass sie durch die biologischen Eigenthümlichkeiten der betreffenden Species bedingt sind und etwa von der Constitution der Kerne ihrer Geschlechtszellen abhängen. Der aus irgend welchen für uns nicht ersichtlichen Gründen differente Bau der Kerne bringt vielleicht auch die Verschiedenheiten in der Anordnung des Chromatins bei der Theilung mit sich; zum Theil können es möglicher Weise rein mechanische, für den Theilungsvorgang wichtige Momente sein, die hier in Betracht kommen. Bekanntlich finden sich in den Kernen sehr nahe stehender Formen ganz verschiedene Chromosomenzahlen, wir nennen nur die Gattung Ascaris (A. lumbricoides mit 48, A. megalocephala mit 4 bezw. 2 Chromosomen), ja es kann sogar in ein und derselben Species die Zahl der Chromosomen different sein (A. meg. bivalens 4, A. meg. univalens 2), ohne dass dies irgend welchen sichtbaren Einfluss auf die weitere Differenzirung der Zellen und die Ausbildung des ganzen Thieres hat.

Differente Chromosomenzahlen innerhalb derselben Species, bei denen es sich aber offenbar nicht um ein so constantes Vorkommen wie bei Ascaris handelt, sind auch von anderen Thieren bekannt, ohne dass die betreffenden Verhältnisse allerdings bisher eine genügende Aufklärung gefunden hätten. So stellte Boveri (1890) bei einzelnen Individuen von Echinus microtuberculatus eine höhere Chromosomenzahl als deren Normalzahl fest, und wir selbst konnten Aehnliches bei Ophryotrocha puerilis beobachten, in deren Furchungszellen bei der Mitose gelegentlich acht Chromosomen gefunden wurden, während die Normalzahl vier ist. Desgleichen zeigte Winiwarter (1901), dass bei der Theilung der Geschlechtszellen des Kaninchens verschiedene Chromosomenzahlen und jedenfalls höhere als die Normalzahl auftreten. Wir werden sehen, dass nach Brauer (1893) auch bei den einzelnen Individuen der Artemia salina differente Chromosomenzahlen gefunden werden, doch hat dies hier allerdings eine andere Bewandtniss, wovon weiter unten (p. 620) noch die Rede sein wird.

Wenn man das Verhalten der genannten Formen in Betracht zieht, so liesse sich auch von jenen oben besprochenen Verschiedenheiten im Verlauf der Reifungstheilungen annehmen, dass sie von keiner besonders grossen Bedeutung sind. Möglicher Weise könnte auch das enge Zusammenziehen der beiden Theilungen, wie es besonders in der Bildung der Vierergruppen zum Ausdruck kommt, d. h. die Vorbereitung der zweiten Theilung, wenn die erste noch gar nicht vollzogen ist, bei den different gebauten Kernen verschiedener Species einen verschiedenartigen Verlauf der beiden Theilungen mit sich gebracht haben. Der Möglichkeiten, welche sich hier darbieten, sind jedenfalls sehr viele, doch ist es nicht unsere Absicht, weiter auf dieselben einzugehen. Man wird eben bezüglich der Lösung dieser Fragen den weiteren Gang der Untersuchungen abzuwarten haben und von ihnen eine Klärung dieses vorläufig immer noch recht dunklen Gebiets erhoffen dürfen.

Eine Chromatinreduction, welche sich in sehr ähnlicher Weise vollzieht wie bei den Reifungstheilungen der Oogenese und Spermatogenese der Metazoen, wurde auch für die Eibildung und die Entstehung des Pollens bei den Phanerogamen festgestellt, und da die Uebereinstimmung thatsächlich eine sehr grosse ist (vgl. p. 579), so hat man nicht gezögert, nach Homologien zu suchen (Strasburger, Guignard). Auch sonst noch im Pflanzenreich, bei der Ei- und Sporenbildung der Farne, Moose und Tange, werden Reductionsprocesse gefunden, und solche sind auch, wie schon früher (p. 559) erwähnt wurde, in den Reifungstheilungen der einzelligen Thiere vorhanden. Diesen Vorgängen kommt also eine weite Verbreitung zu, und mit Recht hat man ihnen desshalb eine hohe biologische Bedeutung zugeschrieben. Auf die weit gehenden phylogenetischen Speculationen, welche sich hieran anschlossen und auf zoologischem, ganz besonders aber auch auf botanischem Gebiet in Verbindung mit der Prothalliumlehre ihren weiteren Ausbau fanden, soll hier nicht eingegangen werden, zumal wir schon bei Behandlung der Richtungskörperbildung einige dieser Punkte zu berühren hatten. Wir möchten also nur darauf (p. 553 ff.) und besonders auf V. Häcker's Zusammenstellungen (1898 u. 1899), sowie auf die Arbeiten von Srasburger (1884—1900), Guignard (1891 u. 1899), Overton (1893), Hartog (1898), Juel (1900) und Murbeck (1901) aufmerksam machen.

V. Die Reifung parthenogenetischer Eier.

Als man die feineren Vorgänge im Ei, welche der Befruchtung vorausgehen, kennen lernte und sie zu dieser in Beziehung setzte, mussten naturgemäss die Reifungserscheinungen der parthenogenetischen Eier ein ganz besonderes Interesse erwecken, da man bei ihnen in Folge des Fehlens der Befruchtung einen anderweitigen Verlauf dieser sie gewissermaassen vorbereitenden Vorgänge erwarten durfte. Thatsächlich hat man denn auch die parthenogetischen Eier zur Erklärung dieser Erscheinungen und speciell der Richtungskörperbildung vielfach herangezogen, wesshalb wir bereits bei Behandlung der letzteren ebenfalls auf sie eingehen mussten (p. 560); doch sind wir genöthigt, hier im Zusammenhang nochmals darauf zurück zu kommen. Wir

gehen dabei von jener bekannten Theorie aus, nach welcher das Ei als hermaphroditisch angesehen wurde und zunächst auch ohne das Hinzukommen des männlichen Elements entwicklungsfähig sei (Minot [1877], Balfour [1880], E. v. Beneden [1883]); mit den Richtungskörpern würde dann der männliche Bestandtheil des Keimbläschens ausgestossen, und dadurch wird Platz für das Hinzutreten des männlichen Elements geschaffen, das Ei wird befruchtungsfähig. Nach Balfour wurde „die Function, Polzellen zu bilden, vom Ei ausdrücklich zu dem Zweck angenommen, um Parthenogenesis zu verhüten". Gestützt erschien diese Theorie durch das (vermeintliche) Fehlen der Richtungskörper bei den auf parthenogenetischem Wege sich entwickelnden Eiern. Zwar hatte schon Grobben (1879) an den Sommereiern von Moina rectirostris einen Richtungskörper aufgefunden und auch als solchen richtig gedeutet, ohne aber seine Entstehung wirklich feststellen zu können; jedenfalls aber wurde jener Theorie dadurch der Boden entzogen, dass Weismann (1885 u. 1886) mit völliger Sicherheit an den parthenogenetischen Eiern von Polyphemus Richtungskörper nachweisen konnte und solche sich auch bei den Aphiden (Blochmann [1887]), sowie bei den Rotatorien fanden (Weismann und Ishikawa [1887], Lameere [1890]). Aber es stellte sich bei diesen Untersuchungen doch sofort ein Unterschied der parthenogenetischen von den befruchtungsbedürftigen Eiern heraus, indem sich bei den ersteren im Allgemeinen nur ein Richtungskörper bildet, während von den letzteren zwei bezw. (durch Theilung des ersten) drei Richtungskörper abgegeben werden, welches Verhalten Weismann (1887) zur Aufstellung seines Zahlengesetzes der Richtungskörper veranlasste.

Es ist hierbei nur von den direct durch Abschnürung von der Oocyte sich bildenden (primären) Richtungskörpern die Rede, denn der erste und event. einzige Richtungskörper parthenogenetischer Eier kann sich theilen (z. B. bei Cypris nach Woltereck); er kann jedoch auch ungetheilt bleiben (so bei Asplanchna nach v. Erlanger und Lauterborn), verhält sich also ganz wie der erste Richtungskörper bei befruchtungsbedürftigen Eiern.

Der Unterschied, welcher von den genannten Autoren für die parthenogenetischen und befruchtungsbedürftigen Eier derselben Formen (Cladoceren, Ostracoden, Aphiden und Rotatorien) festgestellt werden konnte, führte zu jener schon früher (p. 561) erwähnten verschiedenen Deutung der beiden Richtungskörper, wonach dem zweiten die Reduction des Chromatins und damit die Verminderung jener Substanz obliege, in welcher nach Weismann's Anschauung die vererblichen Eigenschaften in einer bestimmten und regelmässigen Anordnung niedergelegt sind. Hiermit schien ganz übereinzustimmen, dass sich die zweite Reifungstheilung bei verschiedenen Formen als eine „Reductionstheilung" im Sinne Weismann's erwies, wie bereits an anderer Stelle (p. 572 ff.) gezeigt wurde. Die entfernte chromatische Substanz wird bei der Befruchtung durch diejenige des Spermakerns ersetzt; bei parthenogenetischen Eiern erfolgt eine solche neue Zufuhr von chromatischer Substanz nicht, die Reduction unterbleibt daher bei ihnen; die Bildung eines zweiten Richtungskörpers findet nicht statt.

Für diese Auffassung lässt sich auch in neueren Arbeiten über die Reifung parthenogetischer Eier eine Stütze finden (v. Erlanger und Lauterborn [1897], Lenssen [1898], Woltereck [1898]), obwohl frei-

lich in ihnen auf die eigentlichen Reductionsvorgänge nicht genügend Rücksicht genommen wurde. Jedenfalls konnte auch durch sie die Bildung eines Richtungskörpers bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Rotatorien und Ostracoden festgestellt werden. Abgesehen von den parthenogenetischen Eiern der Asplanchna, aus denen Männchen hervorgehen und auf die noch zurück zu kommen sein wird, soll bestimmt kein zweiter Richtungskörper oder auch nur die Anlage eines solchen (vgl. weiter unten p. 618 das Verhalten von Artemia) vorhanden sein, sondern die innere Tochterplatte der ersten Richtungsspindel soll direct in den ersten Furchungskern übergehen.

Was die Reduction des Chromatins anbelangt, so sind die genannten Untersuchungen nicht speciell auf diesen Punkt gerichtet worden. Woltereck findet bei Cypris in den Oogonien der Synapsiszone 12 Chromosomen, desgleichen 12 in der ersten Richtungsspindel und ebenfalls wieder 12 in der ersten Furchungsspindel. Dabei wird ausdrücklich angegeben, dass auch hier die innere Tochterplatte der ersten Richtungsspindel nach dem Durchlaufen eines Ruhestadiums direct in die Aequatorialplatte der Furchungsspindel übergeht. Man würde dieses Verhalten also thatsächlich als ein Unterbleiben der Reduction deuten können, wenn nicht in Folge des noch zu besprechenden Verhaltens anderer parthenogenetischer Eier gewisse Bedenken aufstiegen, ob nicht entsprechende, aber vielleicht nicht mehr so deutlich ausgeprägte Vorgänge sich der Beobachtung entzogen haben könnten.

Bei der völligen Unterdrückung der zweiten Reifungstheilung, wie sie sich aus dem Vorhergehenden ergeben würde, besteht die grosse Schwierigkeit, dass es thatsächlich eine andere Generation, nämlich nicht die gereifte Eizelle, sondern die Oocyte II. Ordnung ist (vgl. p. 565 u. 570), welche in die Embryonalentwicklung eingeht, wie dies besonders von Boveri (1890) betont worden ist. Es sind nun Beobachtungen vorhanden, welche wenigstens für gewisse parthenogenetische Eier diese Schwierigkeit beheben; ehe wir jedoch darauf eingehen, sei hervorgehoben, dass dieselbe für wieder andere parthenogenetisch sich entwickelnde Eier überhaupt nicht besteht, weil sie nicht einen, sondern zwei Richtungskörper bilden. Als nämlich nach Entdeckung der Richtungskörper parthenogenetischer Eier durch Weismann und Blochmann diese Untersuchungen fortgesetzt wurden, stellte sich bald heraus, dass Weismann's Zahlengesetz doch nicht für alle von ihnen Giltigkeit hat, indem durch Blochmann (1888 u. 1889) für die Drohneneier der Biene und durch Platner (1888—1889) für die parthenogenetischen Eier von Liparis dispar die Bildung zweier Richtungskörper nachgewiesen wurde. Die ersteren Beobachtungen erfuhren später eine Bestätigung durch Mittheilungen von Weismann (1900) und Paulcke (1899), sowie durch eine ganz neuerdings ebenfalls auf Anregung von Weismann an befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern unternommene sehr eingehende Untersuchung von Petrunkewitsch (1901). Früher hatte auch schon Henking (1892) in ähnlicher Weise wie Platner Untersuchungen über die unbefruchteten Eier von Lepidopteren (Bombyx und Leucoma) angestellt und ebenso wie bei Hymenopteren (Lasius, Rhodites) zwei Richtungskörper gefunden. Nach Angabe von Erlanger und Lauterborn sollen auch die Eier, aus denen bei Asplanchna Männchen hervorgehen, sich auf parthenogenetischem Wege entwickeln und zwei Richtungskörper bilden, von denen der erste eine nochmalige Theilung erführe.

Mit Recht hat man das Verhalten dieser Formen so gedeutet, dass es sich bei den betreffenden Eiern nur um „facultative Parthenogenese“ handelt, d. h. dass sie in Wirklichkeit befruchtungsfähig sind und im Fall des Hinzutretens eines Spermatozoons auch thatsächlich befruchtet würden (Boveri, Weismann); unterbleibt dieses, so entwickeln sie sich parthenogenetisch, sie sind aber auf Parthenogenese noch nicht ausschliesslich eingerichtet. Für diese Eier muss somit die sehr auffallende Thatsache gelten, dass ihre Kerne ganz so wie die anderer gereifter Eier nur die halbe Zahl der Chromosomen enthalten, dass sie aber trotzdem entwicklungsfähig sind.

Dem wurde damals von Brauer (1893) nicht mit Unrecht entgegen gehalten, dass die betreffenden Beobachtungen einmal nicht ganz einwandfrei seien, und dass es andererseits zweifelhaft erscheinen müsse, ob die Eier, an denen die Bildung eines zweiten Richtungskörpers beobachtet wurde, wirklich zur Entwicklung gelangt wären, während von denen, die sich entwickelten, nicht nachgewiesen ist, ob sie vorher zwei Richtungskörper gebildet hatten. Durch die oben erwähnten neueren Untersuchungen (Weismann, Paulcke, Petrunkewitsch) hat dieser Vorgang allerdings ein etwas anderes Gesicht bekommen, indem durch sie mit Sicherheit nachgewiesen wurde, dass die auf parthenogenetischem Wege sich entwickelnden Drohneneier der Biene stets zwei Richtungskörper bilden. Hierbei ist freilich entsprechend jener bereits früher besprochenen Auffassung hinzuzufügen, dass dieselben Eier auch hätten befruchtet werden können, da dies ja allem Anschein nach dem Zufall überlassen bleibt, bezw. im Belieben der eierlegenden Bienenkönigin steht. Dagegen bilden auch die für gewöhnlich und normaler Weise auf parthenogenetischem Wege sich entwickelnden Eier von Rhodites rosae zwei Richtungskörper (Henking [1892]).

Es wäre in verschiedener Hinsicht von Interesse, zu erfahren, auf welche Weise die stattgefundene Reduction des Chromatins wieder ausgeglichen wird. Bei der Biene fand Petrunkewitsch in der ersten Richtungsspindel 16 Chromosomen, in der zweiten dagegen nur 8; ersteres ist nach seiner Annahme die normale, letzteres die reducirte Zahl; 8 Chromosomen treten auch bei der Theilung des ersten Richtungskörpers auf, d. h. ebenfalls die reducirte Zahl der zweiten Reifungstheilung. Die erste Furchungsspindel sowohl der befruchteten, wie auch der unbefruchteten Eier weist 16 Chromosomen, also wieder die Normalzahl auf, die im ersteren Fall durch Vereinigung des Ei- und Spermakerns erzielt wurde, von der aber bei den parthenogenetischen Eiern bisher leider nicht festgestellt werden konnte, auf welche Weise sie zu Stande kommt, vielleicht durch den Anlauf zu einer Kerntheilung und eine damit verbundene Längsspaltung der Chromosomen, wie man vermuthet hat (Boveri, Petrunkewitsch). Eine solche Verdoppelung der Chromosomenzahl konnte auch von Henking (1892) bei den von ihm untersuchten parthenogenetischen Eiern festgestellt werden (man vgl. hierzu weiter unten die auf Echinodermeneier bezüglichen Ergebnisse p. 621).

Für die Erklärung der Bildung nur eines Richtungskörpers bei parthenogenetischen Eiern ist eine Reihe von Beobachtungen bedeutungsvoll, die an verschiedenen Objecten angestellt (Boveri [1887 u. 1890], O. Hertwig [1890]) und dann in sehr vollständiger Weise von Brauer (1893) bei Artemia verfolgt wurde. Zunächst hatte Boveri

an Eiern von Asc. megalocephala und Pterotrachea die Beobachtung gemacht, dass es gelegentlich nicht zu völliger Ausbildung des zweiten Richtungskörpers kommt. sondern gewissermaassen nur ein Ansatz dazu genommen wird, indem zwar die zweite Reifungstheilung erfolgt, aber der daraus resultirende Kern der zweiten Richtungszelle im Ei verbleibt, um später wieder mit dem Eikern zu verschmelzen. BOVERI überträgt diesen Vorgang auf die parthenogenetischen Eier und fasst ihn so auf, dass der zweite Richtungskörper gewissermaassen die Rolle des Spermatozoons übernimmt. Die Parthenogenese würde also nach dieser Auffassung gewissermaassen auf einer Befruchtung durch den zweiten Richtungskörper beruhen. Ganz ähnliche Beobachtungen hatte auch O. HERTWIG angestellt (1890).

Schon durch R. GREEFF (1876) war die Möglichkeit einer parthenogenetischen Entwicklung für die Eier von Seesternen (Asterias rubens) angegeben worden, und es ist möglich, dass auch Asterina gibbosa

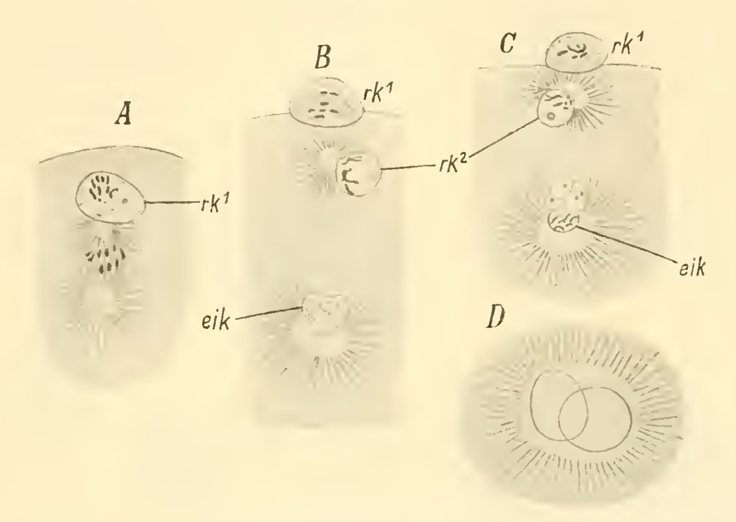


Fig. 355. Die Anlage zur Bildung des zweiten Richtungskörpers und Einbeziehung desselben an einem zur parthenogenetischen Entwicklung neigenden Ei von Astropecten (nach O. HERTWIG).

A die zweite Richtungsspindel und darüber liegend der erste Richtungskörper (rk_1), *B* und *C* unter dem ersten Richtungskörper der Kern des zweiten Richtungskörpers (rk_2) nach Theilung der ersten Richtungsspindel, weiter nach innen der Eikern (*eik*). *D* der dicht an einander gelagerte Eikern und Kern des zweiten Richtungskörpers.

sich ähnlich verhält (MC. BRIDE [1896]). Neuerdings (1900) machte VIGUIER für verschiedene Seeigel (Arbacia, Strongylocentrotus und Sphaerechinus) entsprechende Mittheilungen über normale parthenogenetische Entwicklung, die freilich von J. LOEB (1901) wegen der bei den Versuchen angewandten, nach seiner Meinung ungenügenden Vorsichtsmaassregeln für nicht beweisend gehalten werden. Dem gegenüber hält VIGUIER (1901) allerdings seine Angaben in vollem Umfang aufrecht.

O. HERTWIG versuchte an den unbefruchteten und zur parthenogenetischen Entwicklung neigenden Seesterneiern das Verhalten der Richtungskörper für diesen Fall festzustellen und kam zu dem Ergebniss, dass auch hier gelegentlich die Ausbildung des zweiten Richtungskörpers unterbleibt, dessen Kern aber gebildet wird (Fig. 355 *A*—*C*),

um sich später ganz ähnlich wie ein Spermakern mit dem Eikern zu vereinigen (Fig. 355 *D*), worauf die Ausbildung der ersten Furchungsspindel und die Theilung des Eis erfolgt. Bei diesen sich parthenogenetisch entwickelnden und die Zufuhr der männlichen Kernsubstanz entbehrenden Eiern wird also die Chromatinreduction durch Hinzufügen der chromatischen Substanz des zweiten Richtungskörpers bald wieder ausgeglichen und also eine Art von „Befruchtung" durch diesen letzteren herbeigeführt. Die Beobachtungen von O. Hertwig erfahren neuerdings eine Bestätigung durch diejenigen von Delage (1901), welcher ebenfalls an Seesterneiern, und zwar bei künstlich herbeigeführter Parthenogenese, feststellte, dass der zweite Richtungskörper vom Ei einbehalten werden kann.

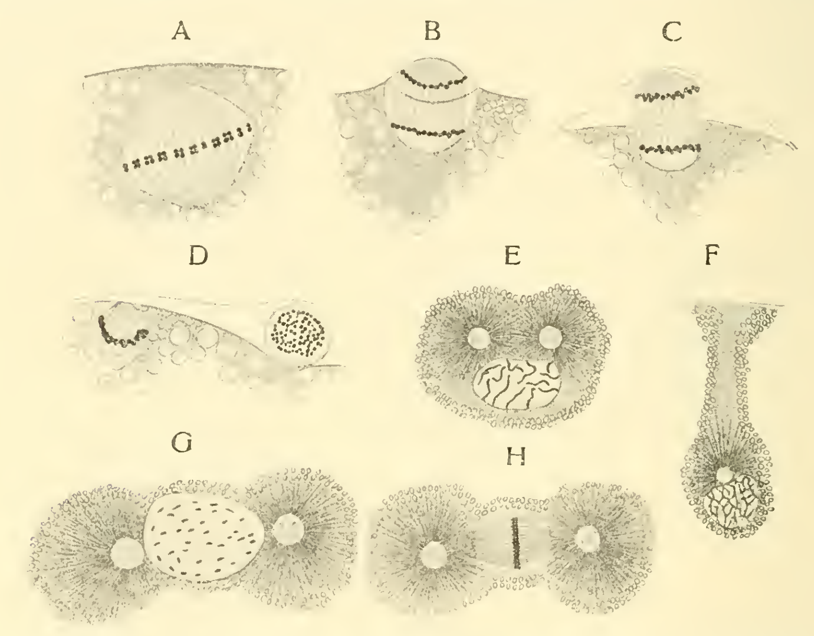


Fig. 356. *A—D* Bildung des ersten Richtungskörpers, der in *D* abgeschnürt zwischen Eioberfläche und Eihülle liegt, *E—H* Eikern und seine Umwandlung zur Furchungsspindel von Artemia salina nach A. Brauer.

Die im Ei bleibende Hälfte der ersten Richtungsspindel (*D*) ist zum Eikern geworden (*E*).

Dies geschieht jedoch nicht regelmässig, wie durch die noch zu erwähnenden Versuche von Mathews (1901) gezeigt wird, der bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Asterias zwei Richtungskörper beobachtete; dieselbe Wahrnehmung machte v. Kostanecki (1902) gelegentlich wenn auch selten bei Mactra (vgl. p. 623).

Der gleiche, nur mit gewissen Modificationen verbundene Vorgang konnte von Brauer bei Artemia bis in die Einzelheiten des Theilungsvorgangs, besonders auch der Chromatinumwandlungen, verfolgt werden. Er beschreibt genau die Ausbildung der ersten Richtungsspindel, in deren Aequatorialplatte eine grosse Zahl (84) Vierergruppen vorhanden sind. Die gleiche Zahl von Dyaden geht in den ersten Richtungskörper über und bleibt in der Tochterplatte im Ei zurück,

der Vorgang ist also bisher ganz derselbe, wie wir ihn wiederholt von anderen Eiern kennen lernten (Fig. 356 *A—C*). Auch das folgende Stadium, nämlich die Ausbildung einer zweiten Richtungsspindel kann sich noch in Uebereinstimmung befinden, aber alsbald beginnen die Abweichungen, und zwar verlaufen die weiteren Vorgänge nicht bei allen Eiern in gleicher Weise, sondern Brauer unterscheidet zwei verschiedene Modalitäten. Im einen Falle bildete sich eine zweite Richtungsspindel aus, durch deren Theilung es zur Bildung zweier Kerne kommt, ja, es kann sogar ein zweiter Richtungskörper angelegt werden (Fig. 357 *A*). Ist Letzteres geschehen, so wird er aber bald wieder in das Ooplasma einbezogen (Fig. 357 *B*), der Kern legt sich an den Eikern an, um mit ihm zusammen die Furchungsspindel zur Ausbildung zu bringen (Fig. 357 *C—F*). Der Vorgang ähnelt also durchaus dem von Boveri und O. Hertwig beobachteten und lässt sich ohne Weiteres mit dem Befruchtungsact vergleichen (Fig. 384—390 p. 675 ff.). Da in jedem Kern 84 Chromosomen vorhanden waren, enthält die Furchungsspindel deren 168. Brauer's Beobachtung an Artemia bringt also in dieser Hinsicht eine volle Bestätigung der von Boveri vertretenen Auffassung.

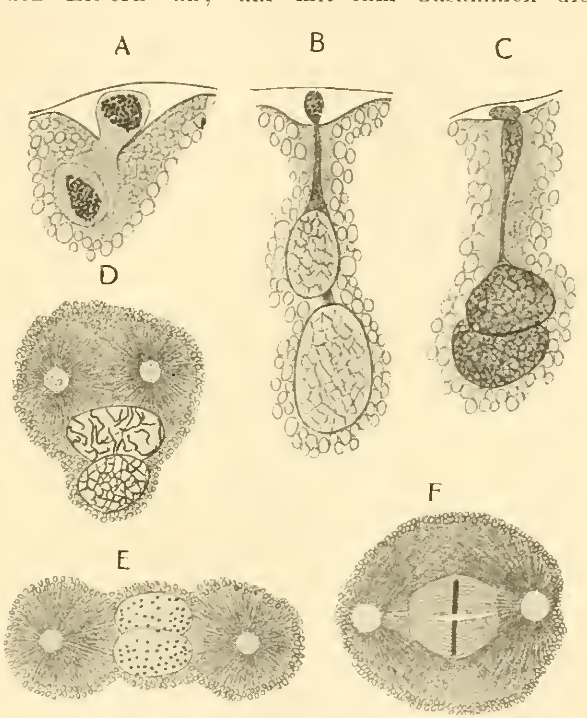


Fig. 357. *A* Abschnürung des zweiten Richtungskörpers, der in *B* und *C* wieder in das Ei einbezogen wird, *C—F* Berührung der beiden Kerne und deren Umwandlung in die Furchungsspindel von Artemia salina nach A. Brauer.

Bei dem anderen Modus der Eireifung von Artemia kommt es nicht zur Ausbildung einer zweiten Richtungsspindel; zwar wird ein Versuch dazu gemacht, aber alsbald geht der Kern direct in einen ruhenden über, d. h. die Chromosomen schwinden, ein Netzwerk bildet sich aus, und aus diesem differenziren sich dann die Kernschleifen von neuem, wenn es zur Bildung der Furchungsspindel kommt (Fig. 356 *E—H*). Die Zahl der Chromosomen ist (nach Brauer's ausdrücklicher Aussage) im Gegensatz zum vorigen Modus nur 84, da es ja hier nicht zu einer Theilung des Kernes und Wiedervereinigung der Theilhälften gekommen war. Freilich sind diese Chromosomen aus demselben Grunde gegenüber den anderen

doppelwerthig. Die Verschiedenheit in der Zahl der Chromosomen soll auch späterhin erhalten bleiben; wenigstens erklärt Brauer ausdrücklich, sich durch genaue Untersuchungen der Kerne in den Furchungszellen davon überzeugt zu haben, dass bei den einzelnen Individuen die Chromosomenzahl eine verschiedene und jenen soeben vom Ei geschilderten Vorgängen entsprechende (84 und 168) sei.

Hierzu ist noch zu bemerken, dass Petrunkewitsch (1902) in einer vorläufigen Mittheilung über seine Untersuchungen an den parthenogenetischen Eiern von Artemia den von Brauer beschriebenen, auf zweierlei Weise verlaufenden Modus der Richtungskörperbildung in Abrede stellt und die Wiedervereinigung des dem zweiten Richtungskörper zugehörigen Kerns mit dem Eikern als vorgetäuscht durch Befunde an abnormen Eiern erklärt. Ein zweiter Richtungskörper wird nach Petrunkewitsch's Angabe bei den parthenogenetischen Eiern von Artemia überhaupt nicht gebildet. Aus den bis jetzt vorliegenden Mittheilungen lässt sich nicht erkennen, in wie weit diese Zweifel gegenüber den sehr bestimmt lautenden und auf einem reichen Material beruhenden Angaben von Brauer berechtigt sind. Was die Deutung der Brauer'schen Befunde als abnorme Zustände betrifft, so fällt daran auf, dass die Untersuchungen von Petrunkewitsch an Thieren ausgeführt sind, die im Freiburger Institut in Aquarien gehalten wurden, also wohl unter weniger günstigen Bedingungen lebten als die von Brauer an Ort und Stelle gesammelten Artemien. Eine weitere Klärung der Frage wird hoffentlich durch die zu erwartende Publication von Petrunkewitsch erfolgen.

Das zuletzt besprochene Ergebniss der Untersuchung Brauer's ist in zweifacher Hinsicht bemerkenswerth, einmal wegen der auf so eigenartige und mehr zufällige Weise zu Stande kommenden verschiedenen Chromosomenzahl und sodann wegen der unterbleibenden zweiten Reifungstheilung. Man würde entschieden erwartet haben, dass die zweite Reifungstheilung, wenn sie auch nicht zu Ende gebracht wurde, doch wenigstens zu einer Trennung der Chromosomen geführt haben würde und damit bezüglich dieser dasselbe Resultat erreicht worden wäre wie bei der Theilung nach dem ersten Modus. Man hätte damit einen Uebergang gewonnen von jenen parthenogenetischen Eiern, welche noch einen zweiten Richtungskörper bilden, der jedoch wieder mit dem Ei verschmilzt (erster Modus von Artemia), zu solchen, bei denen der zweite Richtungskörper kaum noch angelegt wird, wohl aber die zweite Richtungsspindel vorhanden ist, bis endlich zu den Eiern, in welchen auch die letztere theilweise rudimentär wird, die Theilung der Chromosomen aber noch stattfindet. Letzteres ist man geneigt, wie schon früher erwähnt wurde, für diejenigen parthenogenetischen Eier anzunehmen, welche nur einen Richtungskörper bilden, da für sie dann die Schwierigkeit wegfällt, dass eine frühere Zellgeneration, nämlich die Oocyte I. Ordnung (Eimutterzelle), anstatt der definitiven Eizelle in die Embryonalentwicklung eintritt. Es scheint somit nicht, als ob Artemia nach dieser Richtung den erwarteten Aufschluss geben könne.

Wenn der die Befruchtung ersetzende Verschmelzungsvorgang des Eikerns mit der chromatischen Substanz des zweiten Richtungskörpers ausbleibt, so findet er immerhin in der (in Folge der unterbleibenden letzten Theilung) grösseren Menge des Chromatins einen Ersatz. Wir sahen, dass in Folge des verschiedenen Modus der Richtungskörperbildung die Chromosomen im einen Fall (nach ge-

schehener Theilung) einwerthig, im anderen Fall, wenn diese ausbleibt, zweiwerthig sind. Dieser Befund erscheint wegen der von verschiedenen Forschern vertretenen Auffassung von der Individualität der Chromosomen (Boveri) bedeutungsvoll, worauf von Wilson (1900) ganz besonderes Gewicht gelegt wird, denn, wie schon erwähnt, treten die Chromosomen nach Brauer's Darstellung später in der gleichen Zahl (84 und 168), die er in den Furchungszellen feststellen konnte, wieder auf. Waren die Chromosomen vorher ungleichwerthig, so dürfen sie jetzt in gewissem Sinne als gleichwerthig angesehen werden. Nun wissen wir zwar aus dem Verhalten nahe verwandter Species oder sogar zweier Varietäten einer und derselben Art (Ascaris meg. univalens und bivalens), dass die Chromosomenzahl keine so wichtige Rolle spielt, und durch Boveri's Untersuchungen ist bekannt geworden, dass (bei Ascaris) ausnahmsweise in Folge des Unterbleibens der Ausstossung des ersten Richtungskörpers dessen Chromosomen im Ei verbleiben und bei den weiteren Theilungen sich neben den normalen Chromosomen vorfinden und sich ganz wie diese verhalten*), aber trotz alledem muss die differente Chromosomenzahl verschiedener Individuen von Artemia als ein sehr auffallendes Verhalten bezeichnet werden. Jedenfalls steht es im Gegensatz zu der oben (p. 616) erwähnten Erscheinung, dass bei der Abgabe zweier Richtungskörper durch parthenogenetische Eier die reducirte Zahl der Chromosomen wieder auf die Normalzahl gebracht werden soll, obwohl hierzu bemerkt werden muss, dass auch die betreffenden Angaben noch einer genaueren Präcisirung bedürfen.

Im Vergleich mit diesem Verhalten von Artemia erscheinen die von Delage (1898) bei der Befruchtung kernloser Theilstücke von Echinideneiern gemachten Beobachtungen von Interesse, da sie bezüglich der Individualität der Chromosomen, wie sie besonders von Rabl, Boveri und Rückert (1892) vertreten wurde, ein wesentlich anderes Verhältniss erkennen liessen. Bei der Besamung und Entwicklung dieser Theilstücke bilden sich Kerne heraus, welche nicht die reducirte Chromosomenzahl (9) eines Spermakerns, sondern vielmehr die Normalzahl (18) zeigen sollen, so dass also während der Kernruhe eine Ergänzung der geringeren auf die höhere Zahl der Chromosomen stattgefunden haben müsste, in ähnlicher Weise wie dies auch von Petrunkewitsch für parthenogenetische Bieneneier angegeben wurde (p. 616), — eine Erscheinung, die gewiss von grossem Interesse wäre, sich jedoch zunächst mit anderen Vorgängen nicht in Einklang bringen lässt, bei denen die Chromosomen eine gewisse „Individualität" zeigen, d. h. bei der Theilung in derselben Zahl wieder auftreten, in der sie vorher im Kerngerüst verschwunden waren. Diese Erscheinung wurde soeben in einem besonderen Falle von Ascaris erwähnt und wird auch sonst bei dem Befruchtungsvorgang in einer Weise beobachtet, die kaum eine andere Deutung zulässt (vgl. hierzu auch p. 385 ff.).

In einer vor Kurzem erschienenen Entgegnung auf die Ausführungen

*) Aehnliche Beobachtungen wurden von Herla (1895), O. Meyer (1895) und Zoja (1896) gemacht, indem bei der Befruchtung des Eis von Asc. meg. bivalens neben den normalen zwei Chromosomen noch eine kleinere Kernschleife sich zeigte, die mit jenen in die Furchungsspindel aufgenommen wurde und auch bei späteren Theilungen wieder auftrat. Man hat hierin einen deutlichen Hinweis auf die Individualität der Chromosomen. Das betreffende Verhalten wird später bei Besprechung des Befruchtungsvorgangs noch Erwähnung finden (Fig. 396 p. 689).

von Delage, welche übrigens auch in dessen neueren Publicationen (1901) aufrecht erhalten und für die vom Eikern herrührenden Kerne bei der künstlichen Parthenogenese bestätigt werden, spricht Boveri (1901) den von Delage angestellten Versuchen durchaus die Beweiskraft in der hier angedeuteten Richtung ab, da bei den betreffenden Echiniden ausnahmsweise höhere Chromosomenzahlen vorkommen und ein solcher Fall vorgelegen haben könne; ausserdem sei auch an eine Spaltung der Chromosomen ohne nachfolgende Zelltheilung zu denken. Aus diesen und anderen Gründen hält Boveri auch für die hier in Betracht kommenden Erscheinungen durchaus an der Lehre von der Individualität der Chromosomen fest. Dieser Standpunkt dürfte eine Stütze in der ebenfalls erst kürzlich publicirten Abhandlung von Wilson (1901) über die künstliche Parthenogenesis der Seeigeleier finden (p. 624), obwohl allerdings Wilson selbst im Gegensatz zu seiner kurz vorher (1900) geäusserten Anschauung in Folge der Herleitung der Chromosomen aus einem „Chromatin-Nucleolus" jetzt nicht mehr so ganz für die Individualitätshypothese eingenommen ist. Hinzufügen können wir noch, dass Boveri in seiner Arbeit über mehrpolige Mitosen (1902) abermals kurz auf diese Frage eingeht und Delage gegenüber Folgendes geltend macht. Delage zählt in den Zellen parthenogenetischer Embryonen von Strongylocentrotus lividus durchschnittlich 18 Chromosomen, und da er dies für die Normalzahl hielt, musste er auch in diesem Falle die von ihm vertretene Regulation der Chromosomenzahl annehmen. Nach Boveri's, von R. Hertwig bestätigten Befunden beträgt jedoch die Normalzahl der genannten Species nicht 18, sondern 36; es würde also auch nach Delage's Beobachtung bei den auf parthenogenetischem Wege entstandenen Embryonen nur die Hälfte der normalen Chromosomenzahl vorhanden sein und somit Boveri's Annahme von der Individualität der Chromosomen durch diese Beobachtung bestätigt werden.

Nicht ganz unerwähnt soll es hier bleiben, dass man auch auf botanischem Gebiet ähnlichen Erscheinungen nachgegangen ist und bei parthenogenetischen Formen Verhältnisse auffand, die mit den bei Thieren beobachteten durchaus in Parallele zu setzen sind, so viel man wenigstens bis jetzt von ihnen weiss (Juel [1900], Murbeck [1901]). Die parthenogenetisirende Antennaria alpina zeigt bei der Entwicklung des Embryosacks, im Gegensatz zu dem sonstigen Verhalten, keine Reduction der Chromosomenzahl (Juel). Die Theilungen, mit welchen die Reduction sonst verbunden ist, scheinen unterdrückt zu sein. Das Ei ist bei dieser Beschaffenheit seines Chromatins jedenfalls nicht befruchtungsfähig, sondern erscheint den Verhältnissen der parthenogenetischen Entwicklung durchaus angepasst. Nach dem, was darüber bekannt ist, würden somit die Dinge anders liegen als bei den thierischen parthenogenetischen Eiern, da die betreffenden Theilungen, welche bei diesen vorhanden, wenn auch in gewisser Weise modificirt sind, hier ganz fehlen sollen. Die Normalzahl der Chromosomen bliebe also von vorn herein gewahrt, da das Eintreten der Befruchtung und ein weiteres Hinzukommen chromatischer Substanz nicht zu erwarten sind. Auch bei den parthenogenetischen Alchemilla-Arten bleibt (nach Murbeck) die Normalzahl der Chromosomen erhalten, obwohl hier Tetradentheilungen in der Embryosackmutterzelle stattfinden. Man erkennt daraus übrigens, dass diese Verhältnisse noch einer weiteren Aufklärung bedürfen.

Im Allgemeinen war man bisher der Ansicht, dass für den Eintritt des Eis in die Embryonalentwicklung eine gewisse Chromatinmenge nöthig sei, wie sie durch die Vereinigung des Ei- und Spermakerns bezw. bei den parthenogenetischen Eiern durch die soeben geschilderten Vorgänge erzielt wird: doch sprechen jene parthenogenetischen Eier, welche zwei Richtungskörper bilden und sich dennoch normal entwickeln sollen, gegen diese Anschauung. Neuerdings sind übrigens verschiedene Entwicklungsvorgänge bekannt geworden, bei denen offenbar dasselbe der Fall sein muss, obwohl man allerdings die sich dabei vollziehenden Veränderungen der Kerne im Einzelnen bisher nicht kennt. Wir meinen jene parthenogenetische Entwicklung, welche durch äussere Agentien hervorgerufen werden kann, und denken vor Allem an die höchst erfolgreichen Versuche, welche von J. Loeb (1900 und 1901) zunächst an Seeigeleiern unter dem Einfluss bestimmter Salzlösungen angestellt und sodann auf andere Objecte ausgedehnt wurden. Durch geeignete Anwendung von Salzlösungen gelangte Loeb zu dem überraschenden Resultat, dass sich die unbefruchteten Eier bis zu Pluteuslarven entwickeln, wobei ausdrücklich hervorgehoben wird, dass alle Cautelen zur Anwendung gelangten und ein Hinzutreten von Samenfäden zu den Eiern ausgeschlossen war. Im gleichen Sinne fortgesetzte Untersuchungen ergaben auch bei anderen Formen eine Entwicklung unbefruchteter Eier unter dem Einfluss der in geeigneter Weise modificirten Salzlösungen, wobei wir es an dieser Stelle dahin gestellt sein lassen, ob diese direct als solche oder durch die Aenderung des osmotischen Druckes wirken. Auf diese Weise konnten die Eier von Chaetopterus bis zur Trochophora und die von Phascolosoma bis zum 60 zelligen Furchungsstadium gebracht werden. Neuerdings machte Loeb die Mittheilung, dass es ihm und einigen seiner Schüler weiter gelang, eine solche künstliche Parthenogenese bei Asterias, Amphitrite, Nereis und Podarke hervorzurufen. In ähnlicher Weise war es auch schon Morgan (1899, 1900) gelungen, unbefruchtete Seeigeleier zur Entwicklung anzuregen, und E. B. Wilson (1901), sowie Giard (1900), Prowazek (1900), Herbst (1901), und Winkler (1901) konnten die wichtigen Versuche von Loeb der Hauptsache nach bestätigen*). Mit etwas anderer Fragestellung sind dieselben auch von Delage (1900, 1901) aufgenommen und ebenfalls bestätigt worden. Desgleichen haben noch einige andere Forscher mit grösserem und geringerem Erfolg versucht, die unbefruchteten Eier verschiedener Thiere auf verschiedene Weise und mit verschiedenen Mitteln zur Entwicklung anzuregen (Winkler [1900 und 1901], Bataillon [1900] und 1901], Henneguy [1901]), v. Kostanecki [1902. Parthenogenetische Furchung bei Mactra]. Zum Theil ist davon weiter oben (p. 65 ff.]) schon die Rede gewesen; ausserdem verweisen wir in dieser Beziehung auf die neueren Publicationen von Giard [1900 und 1901], E. B. Wilson (1901) und Delage (1901).

Auf besondere Weise gelang es Mathews (1901), an Eiern von Seesternen (Asterias Forbesii) Parthenogenesis hervorzurufen, und zwar dadurch, dass die gereiften, also mit den Richtungskörpern

*) Auf die Polemik zwischen Loeb und Viguier, welcher bei Wiederholung der Loeb'schen Versuche zu anderen Ergebnissen kam und bei verschiedenen Seeigeln natürliche Parthenogenese feststellen zu können glaubte (vgl. p. 617) kann hier nicht eingegangen werden.

und dem Eikern versehenen Eier einer heftigen mechanischen Erschütterung (kräftigem Schütteln) ausgesetzt wurden, worauf sie sich, wieder unter normale Verhältnisse gebracht, bis zur Blastula, Gastrula und Bipinnarialarve entwickelten. Dieses Verfahren erinnert an die bekannten älteren Versuche von Tichomirow (1886), welcher unbefruchtete Eier des Seidenspinners ebenfalls durch mechanische Einwirkung (Reiben zwischen Tüchern) zur Entwicklung brachte und diese Experimente neuerdings (1902) mit Erfolg wiederholte. Ausserdem wendete Tichomirow als Reizmittel das Eintauchen der unbefruchteten Seidenspinnereier in concentrirte Schwefelsäure oder Salzsäure an und konnte sie auch auf diese Weise zur Entwicklung anregen.

Da es Loeb bei seinen Versuchen möglich war, die unbefruchteten Eier einer jeden Form unter den Echinodermen und Anneliden, mit welcher er bis dahin experimentirte, durch künstliche Mittel zur Bildung von Larven zu veranlassen, so glaubt er daraus den Schluss ziehen zu dürfen, dass „die Eier vieler (vielleicht aller) Thiere eine gewisse Tendenz haben, sich parthenogenetisch zu entwickeln“. Für gewöhnlich liefe dieser Process zu langsam ab, so dass „das Ei abstirbt, ehe es ihm möglich ist, ein vorgeschrittenes Furchungs- oder das Larvenstadium zu erreichen“, während die Mittel, durch welche sich die künstliche Parthenogenese herbeiführen liess, den parthenogenetischen Vorgang der Entwicklung beschleunigen. Ob sich dies so verhält oder welche Ursachen sonst wirksam sind und denselben Effect hervorzubringen vermögen, welchen anderenfalls die Befruchtung bewirkt, soll hier nicht untersucht werden. Jedenfalls scheint es zunächst, als ob durch die Beeinflussung auf chemisch-physikalischem Wege in dem unbefruchteten Ei nach Vollzug der Reifung ein Wechselverhältniss der Theile hervorgebracht würde, wie es zur Entwicklung nöthig ist und sonst eben durch die Befruchtung herbeigeführt wird (R. Hertwig [1899]).

Uns interessirt an dieser Stelle an den auf künstlichem Wege zur parthenogenetischen Entwicklung gebrachten Eiern das Verhalten der Reifungstheilungen. Da es sich bei diesen Versuchen um normal gereifte Eier handelt (es wird verschiedentlich das Vorhandensein der Richtungskörper und des mehr oder weniger weit ausgebildeten Eikerns angegeben), so muss auch eine Reduction der chromatischen Substanz stattgefunden haben, und diese Eier treten also, wie diejenigen normal parthenogenetischen Eier, welche zwei Richtungskörper bilden, mit der reducirten Chromosomenzahl in die Entwicklung ein. Während bei diesen nachher eine Verdoppelung der Chromosomenzahl und somit die Herstellung der Normalzahl erfolgen soll, scheint dies hier nicht der Fall zu sein; wenigstens gibt Wilson für die von ihm untersuchten Seeigeleier ganz ausdrücklich an, dass in den Furchungszellen der in Folge künstlicher Parthenogenese zur Entwicklung gelangten Embryonen die Zahl der Chromosomen die Hälfte von jener in befruchteten Eiern, nämlich 18, anstatt 36 beträgt. Eine nachträgliche Verdoppelung hat also hier nicht stattgefunden, welches Verhalten im Hinblick auf die Individualität der Chromosomen und das Verhalten von Artemia wie auch anderer parthenogenetischer Eier von Interesse ist (vgl. p. 620 und 622).

Wie schon erwähnt, hatte Delage eine solche Verdoppelung der Chromosomenzahl angegeben, doch wäre dabei in Betracht zu ziehen,

ob nicht in solchen Fällen der zweite Richtungskörper, ähnlich wie bei Artemia, einbehalten war, und thatsächlich hat auch DELAGE (1901) wie früher O. HERTWIG an Seesterneiern diese Beobachtung gemacht. Auf diese Weise dürfte also die von ihm gefundene Normalzahl der Chromosomen an parthenogenetischen Eiern von Asterias zu erklären sein (man vgl. hierzu auch oben p. 622). Etwas Anderes erwartet man bei den Seesterneiern, die zwei Richtungskörper bildeten (DELAGE, MATHEWS [1901]), sowie bei denen der Seeigel, die sich ebenso verhalten, und zwar schon aus dem Grunde ganz regelmässig (p. 623), weil bei ihnen die Einwirkung zur Hervorbringung der Parthenogenese erst nach vollendeter Eireifung erfolgte.

Wenn von einer Entwicklung der Eier mit reducirter Chromosomenzahl die Rede ist, so sind, wenn auch wesentlich anders geartet, diejenigen Versuche zu erwähnen, welche nach dem Eindringen von Spermatozoen in kernlose Eier oder Stücke derselben diese zu einer recht weit fortschreitenden Entwicklung führen. Solche Befruchtungsversuche mit kernlosen Eiern und Eistücken waren bekanntlich zuerst von O. und R. HERTWIG (1887) angestellt und dann von BOVERI (1889 und 1895) zu dem überraschenden Ergebniss gefördert worden, dass derartige Eier und Eibruchstücke sich bis zum Larvenstadium zu entwickeln vermögen, welche Thatsache von verschiedenen Forschern (MORGAN [1895], ZIEGLER [1896], DELAGE [1898, 1899 und 1901]), für Seeigel und andere Objecte (Lanice, Dentalium) in mehr oder weniger weit gehender Weise bestätigt wurde. Aehnliche Versuche wurden von RAWITZ (1901) an unreifen Holothurieneiern angestellt, deren Kern nicht in Betracht kommt und später verloren geht, so dass auch diese Eier als kernlos anzusehen seien und nur der Spermakern in Frage käme. Von DELAGE sind diese Erscheinungen unter dem Namen „Merogonie“ zusammen gefasst worden.

Wir hatten schon in anderer Verbindung (vgl. II. Cap. p. 149 ff.) auf diese wichtigen Verhältnisse einzugehen. Dass es hierbei männliche Kernsubstanz ist, welche die Entwicklung hervorruft, kommt für unsere Erwägungen nicht in Betracht; jedenfalls aber handelt es sich auch bei dieser Form der Entwicklung um die reducirte Chromatinmenge, da ja nur diejenige des Spermakerns zur Verfügung steht. Thatsächlich konnte MORGAN an den Furchungsstadien der betreffenden kernlosen Eistücke, in welche er vorher ein Spermatozoon hatte eindringen sehen, nur die Hälfte der Chromosomenzahl (gegenüber der Normalzahl) feststellen. Es ist dies besonders wegen der unter anderen Verhältnissen beschriebenen Verdoppelung der Chromosomenzahl erwähnenswerth, sowie wegen der von DELAGE gemachten Angaben, bezüglich deren auf die früheren Ausführungen (p. 622) verwiesen sei.

Somit scheinen auch hier, wie bei den durch künstliche Parthenogenese zur Entwicklung gebrachten Eiern, die reducirte Chromatinmenge und die reducirte Chromosomenzahl nicht nur für die Herbeiführung, sondern auch für die Weiterführung der Embryonalentwicklung zu genügen. Allerdings könnte es freilich in diesen besonderen Fällen möglicher Weise von Bedeutung sein, dass nicht nur die Kernsubstanz eine Reduction erfuhr, sondern auch das Ooplasma

in Folge des vorgenommenen Eingriffs in verminderter Masse auftritt, wodurch vielleicht ein besseres Gleichgewichtsverhältniss zwischen beiden Theilen hergestellt wird.

Eine bemerkenswerthe Deutung gibt GIARD diesen Erscheinungen. Indem er alles Gewicht auf den Kern legt und das Cytoplasma ganz zurücktreten lässt, fasst er die Entwicklung der besamten kernlosen Eistücke als eine männliche Parthenogenesis auf. Die an und für sich wegen ihres unansehnlichen Plasmaleibs zu einer parthenogenetischen Entwicklung völlig ungeeigneten Spermatozoen (Mikrogameten der Metazoen) erhalten jetzt das nöthige Cytoplasma dargeboten und machen nunmehr eine Art verspäteter parthenogenetischer Entwicklung durch. Als Criterium für die Richtigkeit seiner Auffassung oder besser gesagt für die Möglichkeit, den Vorgang von dieser Seite zu betrachten, sieht es GIARD an, dass die auf diese Weise erzeugten Individuen väterliche Eigenschaften zeigen, wie es BOVERI durch seine Bastardirungsversuche mit kernlosen Eistücken gezeigt, dabei allerdings von einigen Seiten Widerspruch erfahren hatte: so ganz besonders von Seiten SEELIGER's, der ein starkes Variiren der Bastardlarven zwischen den beiden Extremen der väterlichen und mütterlichen Larvenform feststellte*).

Zu einer ähnlichen Auffassung wie GIARD war schon früher (1891) VERWORN gelangt, ohne übrigens dem Kern die grösste Bedeutung zuzuschreiben, sondern indem er das Cytoplasma der kernlosen Eizelle vom Spermatozoon gewissermaassen assimilirt werden und die nunmehr zu einem genügenden Protoplasmakörper gelangte männliche Zelle in die Entwicklung eintreten liess.

Mehrfach ist die sehr naheliegende Frage aufgeworfen worden, ob die Zahl der Richtungskörper bei den parthenogenetischen Eiern in Beziehung zu dem Geschlecht der aus ihnen hervorgehenden Individuen steht und vielleicht bestimmend auf dasselbe einwirkt. Leider sind die feineren Vorgänge, welche sich an den Eiern der verschiedenen parthenogetischen Formen abspielen, noch recht wenig bekannt. Werfen wir einen Blick auf dieselben, so sehen wir bei den Phyllopoden aus den Eiern, welche nur einen Richtungskörper bilden, die Weibchen der parthenogetischen Generation hervorgehen. Das Gleiche ist bei den Ostracoden, sowie bei den Aphiden der Fall, und auch bei den Rotatorien entstehen aus solchen parthenogenetischen Eiern Weibchen. Bei ihnen sollen aber diejenigen unbefruchteten Eier, aus welchen sich Männchen entwickeln, zwei Richtungskörper bilden, so dass also hier thatsächlich ein Unterschied in der Zahl der Richtungskörper bezüglich des Geschlechts der aus ihnen hervor-

*) Nur andeutungsweise kann hierzu an dieser Stelle bemerkt werden, dass BOVERI, dessen Versuchen über die Hervorbringung von Seeigellarven ohne mütterliche Eigenschaften aus kernlosen, mit dem Sperma einer anderen Art befruchteten Eistücken man nicht die genügende Beweiskraft zugestanden hatte (vgl. oben und p. 151), auch neuerdings wieder einige Mittheilungen über solche auf entsprechende Weise gezüchtete Larven mit nur väterlichen Eigenschaften macht und somit an seinen ersten Angaben über diese wichtige Erscheinung festhält (Anatom. Anz. 19. Bd. 1901). Andererseits wird auch in einer eingehenden Darstellung von STEINBRÜCK (1902), einem Schüler von SEELIGER, abermals die „ausserordentlich grosse Variabilität“ der Bastardlarven betont, die „in ihrer Mannigfaltigkeit eine geschlossene Kette herstellen, welche von der väterlichen zu der mütterlichen Form hinüber führt“.

gehenden Individuen vorhanden wäre. Hiermit stimmt überein, dass auch die Drohneneier der Biene zwei Richtungskörper bilden, freilich liegen bei ihnen in so fern andere Verhältnisse vor, als es sich um Eier handelt, die befruchtet werden können und dann trotz der Entwicklung zweier Richtungskörper Weibchen liefern; hier spielt also das hinzutretende Spermatozoon allem Anschein nach die Hauptrolle bei der Geschlechtsbestimmung. Es kommt hinzu, dass auch von den parthenogenetischen Eiern anderer Hymenopteren (Lasius, Rhodites u. a.), sowie Lepidopteren (Liparis, Bombyx) zwei Richtungskörper gebildet werden und es nicht wahrscheinlich ist, dass derartige Eier nur männliche Thiere liefern; von den Lepidopteren ist es eine schon seit von Siebold's Untersuchungen bekannte Erscheinung, dass aus ihren parthenogetischen Eiern Weibchen hervorgehen (Psyche, Solenobia), und dasselbe findet auch bei Hymenopteren statt (Cynipiden, Tenthredinen, Ichneumoniden). Uebrigens tritt auch bei denjenigen Formen, welche sich durch eine Anzahl parthenogenetischer Generationen vermehren (Phyllopoden, Ostracoden, Aphiden und anderen Insecten), schliesslich wieder eine rein geschlechtliche Generation auf, und ob diejenigen parthenogetischen Eier, aus denen die Männchen hervorgehen, sich bezüglich der Zahl ihrer Richtungskörper anders verhalten als diejenigen, welche Weibchen liefern, ist unseres Wissens nicht bekannt, aber auch nicht als sehr wahrscheinlich anzusehen. Wenigstens möchte man dies sowohl aus dem Verhalten der bis jetzt darauf hin bekannt gewordenen parthenogenetischen, wie auch der befruchtungsbedürftigen Eier schliessen, welche letzteren bekanntlich zwei Richtungskörper bilden, gleichviel ob aus ihnen ein männliches oder weibliches Thier hervorgeht.

Uebrigens sei hierzu noch bemerkt, dass nicht bei allen Formen, welche sich auf parthenogenetischem Wege entwickeln, die Verhältnisse ganz gleichartig beurtheilt werden dürfen; so liegen sie z. B. bei den Räderthieren in Folge der verschiedenen Eier, welche hier producirt werden, ganz besonders complicirt. Es wird bei ihnen für nicht unwahrscheinlich gehalten, dass die Eier, welche in Folge der Befruchtung zu Dauereiern werden und Weibchen liefern, im Fall des Unterbleibens der Befruchtung Männchen hervorgebracht haben würden (Maupas, Lenssen). Leider weiss man über diese höchst interessanten Verhältnisse bisher noch recht wenig Genaues, denn andererseits kann gerade auch bei den Räderthieren die Natur der Eier (und auch das künftige Geschlecht) bereits vor dem Reifungsprocess und der Befruchtung bestimmt sein.

Bekanntermaassen ist bei den Räderthieren wie bei anderen Thierformen auch äusseren Factoren ein gewisser Einfluss zugeschrieben worden (Maupas, Nussbaum), und man machte sowohl die niedere oder höhere Temperatur wie die günstigeren oder ungünstigeren Ernährungsverhältnisse für die Production von Weibchen und Männchen verantwortlich. Davon ist bereits an anderer Stelle (p. 377 ff.) die Rede gewesen, hier kann nur betont werden, dass wir von einer Einflussnahme der Richtungskörperbildung auf die Geschlechtsbestimmung bisher irgendwie Sicheres nicht auszusagen vermögen und dieselbe eher in den Geschlechtszellen selbst bezw. im Befruchtungsvorgang suchen müssen, falls nicht noch Momente anderer Natur mit bestimmend sein können (vgl. p. 689).

VI. Die Befruchtung.

Unter Befruchtung versteht man bei den Metazoen die Vereinigung der beiden Geschlechtszellen zur Bildung einer Zelle, der „befruchteten Eizelle“, die sich alsbald theilt und somit den Ausgangspunkt für die Embryonalentwicklung bildet. Die Geschlechtszellen lernten wir, jede für sich, bereits kennen und erfuhren, dass sich ihre Kerne in einem höchst characteristischen Reductionszustand der chromatischen Substanz befinden, der eine Art Vorbereitungsstadium für die Befruchtung darstellt; bei dieser werden die Kerne gewissermaassen addirt, jedenfalls ist nach vollzogener Befruchtung nur ein Kern vorhanden, der sich in der gewöhnlichen Weise auf mitotischem Wege theilt. Tritt die Befruchtung nicht ein, d. h. gelangen die beiden Geschlechtszellen (Ei und Spermatozoon) nicht zur Vereinigung, so gehen sie zu Grunde. Dies ist regelmässig bei der männlichen Geschlechtszelle der Fall, während die weibliche ausnahmsweise sich auch ohne Befruchtung zu entwickeln vermag (natürliche und künstliche Parthenogese p. 613 ff.). Welche Bestandtheile jede der beiden Geschlechtszellen der befruchteten Eizelle liefert und in wie weit jede von ihnen für den Befruchtungsvorgang, sowie für die weitere Entwicklung von Bedeutung ist, soll im Folgenden gezeigt werden. Wir werden uns dabei vor Allem an die neueren Publicationen auf diesem Gebiet zu halten haben, möchten jedoch nicht verfehlen, auf die grossen Verdienste derjenigen Forscher hinzuweisen, welche durch grundlegende Untersuchungen die neuere Richtung einleiteten und die glänzenden Erfolge derselben ermöglichten oder selbst mit errangen, wir denken dabei besonders an die Namen von Bütschli, O. Hertwig, Fol und E. van Beneden.

1. Ei und Spermatozoon. Das Eindringen des Spermatozoons in das Ei.

Die Befruchtung des Eis erfolgt entweder im Innern des mütterlichen Körpers nach vollzogener Begattung oder beim Fehlen einer solchen im Freien, im Wasser, in welches Eier und Spermatozoen abgegeben wurden. In beiden Fällen steht den Spermatozoen ein flüssiges Medium zu Gebot, welches ihnen das Aufsuchen der Eier gestattet. In welcher Weise die Spermatozoen hierfür ausgerüstet sind, haben wir früher schon betrachtet (Cap. V p. 397 u. 423 ff.). Verschiedene Beobachtungen sprechen dafür, dass eine Anziehung der beiderlei Geschlechtszellen auf einander oder doch eine solche des Eis auf die Spermatozoen stattfindet und allem Anschein nach auf eine gewisse Entfernung ausgeübt werden kann, denn man sieht die Spermatozoen von relativ weit her sich auf das Ei zu bewegen. Es ist vermuthet worden, dass die vom Ei ausgeübte Wirkung chemischer Natur sei und in ähnlicher Weise erfolge, wie es von den Spermatozoiden der Farne und Laubmoose bekannt ist, bei denen diese Wirkung durch chemische Reizmittel (Apfelsäure, Rohrzucker) experimentell festgestellt werden konnte (Pfeffer). Der noch zu beschreibende Empfängnisshügel, welcher nach Fol's Beobachtung dem noch in einiger Entfernung befindlichen Spermatozoon entgegen gestreckt wird, zeigt ebenfalls eine gewisse Activität der Eizelle an.

Von Bedeutung hierfür ist jedenfalls, ob das Ei bereits den richtigen Reifezustand für den Vollzug der Befruchtung erlangt hat. Ist dies nicht der Fall, so scheint sich das Ei ablehnend gegen das Eindringen der Spermatozoen verhalten zu können, worauf neuerdings von Delage (1901) auf Grund seiner Beobachtungen über die Entwicklung kernloser Bruchstücke von Echinodermeneiern ein besonderes Gewicht gelegt wird.

Delage nimmt geradezu eine Reifung des Cytoplasmas an und sieht deren Ursache in der beim Auflösen der Keimbläschenmembran erfolgenden Durchdringung des Ooplasmas durch den Kernsaft oder aber in der mit Beginn der ersten Reifungstheilung eintretenden andersartigen Structurirung des Ooplasmas, welche die Ausbildung des Spermakerns und der Strahlung desselben, sowie dessen Vorwärtsschreiten ermöglicht, während vor der Reifung des Ooplasmas diese Vorgänge sowohl, wie auch das Eindringen der Spermatozoen in Folge der noch nicht genügend vorbereiteten Protoplasmastructur des Eis auf Schwierigkeiten stiessen.

In dieser Hinsicht erscheint übrigens auch das Verhalten solcher (hermaphroditischer) Thiere von Interesse, bei welchen, wie z. B. bei Ophryotrocha, Spermatozoen in nächster Umgebung der mehr oder weniger gereiften Eier in der Leibeshöhle oder im Leitungsapparat sich finden und trotzdem normaler Weise ein Eindringen derselben in die Eier nicht stattfindet, während dieses sofort erfolgt, wenn die Eier im gleichen Stadium (der ersten Richtungsspindel) abgelegt wurden. In solchen Fällen muss also das Ei durch seine Structur oder chemische Beschaffenheit irgendwie gegen die frühzeitige Besamung geschützt sein oder auch zunächst noch keine Anziehung auf die Spermatozoen ausüben, und Letzteres tritt vielleicht erst von einem bestimmten Zeitpunkt in der Ausbildung des Eis ein. Hierfür spricht auch das Verhalten solcher Thiere, bei denen nach vollzogener Begattung die Spermatozoen in die Nähe unreifer oder noch nicht völlig gereifter Eier gelangen und trotzdem ein Eindringen in dieselben zunächst noch nicht erfolgt, wie sich dies bei den Polycladen beobachten lässt, bei welchen die Spermatozoen bis dicht an die erst in Ausbildung begriffenen Oocyten vordringen (van Name [1899]).

Uebrigens darf an dieser Stelle eine Beobachtung von Iwanzoff nicht unerwähnt bleiben, nach welcher auch die noch nicht gereiften Eier der Holothurien den Spermatozoen Fortsätze entgegen strecken, um sie in das Ooplasma aufzunehmen, doch soll damit eine ganz andere Bedeutung verbunden sein, und wir werden bei der Behandlung der Polyspermie darauf zurück zu kommen haben (p. 696).

Für den Vollzug der Befruchtung ist nur **ein** Spermatozoon erforderlich, und in Folge dessen tritt auch für gewöhnlich nur **ein** solches in das Ei ein, wofür, wie auch für das Hinzutreten mehrerer Spermatozoen, bestimmte Einrichtungen getroffen sind (p. 635 u. 692). Die Stelle, an welcher das Spermatozoon in das Ei eindringt, kann eine bestimmte sein oder aber es kann dies an recht verschiedenen Punkten des Eis geschehen. Abhängen wird der Ort des Eintritts zum Theil mit davon, ob das Ei nackt bezw. von einer für die Spermatozoen durchdringbaren Hülle umgeben ist oder aber ob diese letztere undurchlässig für die Samenfäden ist und dementsprechend für den Zugang der Spermatozoen ein Mikropylapparat zur Ausbildung gelangte, in dessen Nähe dann der Eintritt des Samenfadens in den Eikörper erfolgt. So verhält sich z. B. das Ei von Unio, bei welchem die Lage der Mikropyle dem vegetativen Pol entspricht (Fig. 370 p. 642) und das Spermatozoon

in Folge dessen an diesem eindringt (LILLIE [1901]). Ebenfalls am vegetativen Pol erfolgt der Eintritt des Samenfadens bei Myzostoma (WHEELER [1897] Fig. 358), sowie bei Bulla und Ciona (nach SMALLWOOD [1901] und CASTLE [1896]); in anderen Fällen sind es bestimmte Parthien in der Nähe des animalen Pols, an welchen die Besamung stattfindet. Von grosser Bedeutung hierfür ist die Structur des Eis, d. h. vor Allem die Vertheilung des Dotters und Ooplasmas, die den Eintritt des Spermatozoons an einer bestimmten Stelle im Hinblick auf die Lage des Eikerns und dessen Zusammentreffen mit dem Spermakern verlangt; wir erinnern nur an die telolecithalen (meroblastischen) Eier der Cephalopoden und vieler Vertebraten, bei denen für die Lagerung der Kerne nur ein relativ wenig umfangreicher Complex protoplasmatischer Substanz vorhanden ist, obwohl dies besonders extreme Fälle sind und auch bei weniger dotterreichen oder sogar dotterarmen Eiern bestimmte Stellen für den Eintritt des Spermatozoons vorgebildet und unter Umständen in Form von leichten Erhebungen oder auch Einsenkungen kenntlich sein können. Auf dieses Verhalten werden wir noch zurück zu kommen haben (vgl. p. 633).

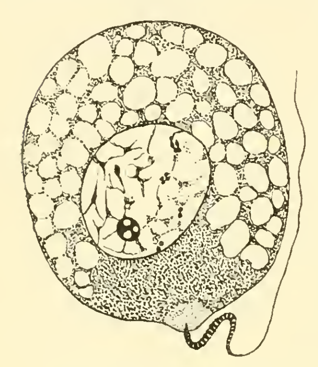


Fig. 358. Ei von Myzostoma glabrum im Keimbläschenstadium und während des Eindringens des Spermatozoons (nach WHEELER).

Bezüglich der Zeit bezw. des Stadiums, in welchem sich das Ei befindet, wenn das Spermatozoon eintritt, liegen die Verhältnisse ebenfalls sehr verschieden. Das Eindringen kann bereits erfolgen, wenn sich das Ei noch im Keimbläschenstadium befindet (Ascaris, Diplogaster, Rhabditis, Nereïs, Myzostoma [Fig. 358], Cerebratulus, Mactra, Pterotrachea u. a. nach E. VAN BENEDEN, BOVERI [1887 bis 1890], ZIEGLER [1895], v. ERLANGER [1897], WHEELER [1895 u. 1897], WILSON [1896], COE [1899], v. KOSTANECKI [1902] u. A.); damit ist es genöthigt, innerhalb des Eis ohne erhebliche Veränderung eine Art von Ruhestadium durchzumachen (Fig. 334 *A* u. *E* p. 564 und Fig. 374 *A*—*C* p. 648, Fig. 398 *A* p. 693), bis jene Vorgänge sich am Ei abgespielt haben, die wir bereits als Eireifung oder Richtungskörperbildung kennen lernten. Sehr häufig tritt das Spermatozoon während dieser letzteren, besonders im Stadium der ersten Richtungsspindel ein (Fig. 382 *A*—*F* p. 669 und Fig. 374 *A* p. 648), wobei bezüglich der Phase, in welcher sich dieselbe gerade befindet, wiederum gewisse Differenzen zu verzeichnen sind und gewiss auch individuelle Schwankungen vorkommen. So beschreibt VAN NAME (1899) das Eindringen des Spermatozoons in das Ei von Eustylochus und Planocera zur Zeit, wenn das Keimbläschen sich zur Reifungstheilung vorzubereiten beginnt, und er ist geneigt, den Beginn dieses letzteren Vorgangs auf den Eintritt des Spermatozoons zurückzuführen, wie dies in sehr entschiedener Weise neuerdings von KOSTANECKI (1902) für Mactra und schon früher von BOVERI (1887) für Ascaris betont wurde (vgl. auch oben p. 544). Aehnliches gilt nach den Darstellungen von LILLIE (1901) für Unio, GÉRARD (1901) und SCHOCKAERT (1902) für Prostheceraeus und Thysanozoon, sowie nach denen von HALKIN (1901) und GOLDSCHMIDT (1902) für Polystoma,

und ebenso scheint bei Diaptomus und Cyclops das Keimbläschenstadium kaum überschritten zu sein, wenn das Spermatozoon eindringt; bei ersterem liegt der in der Vorbereitung zur Bildung der ersten Richtungsspindel begriffene weibliche Kern mehr in der Mitte des Eis, während er bei letzterem schon völlig an die Peripherie gerückt ist, aber doch die Spindel noch nicht zur Ausbildung gebracht hat (Häcker [1895]). Ungefähr ebenso verhält sich das Ei von Pieris, in welchem ebenfalls das in der Umbildung zur ersten Richtungsspindel begriffene Keimbläschen dicht an der Peripherie liegt, wenn unweit davon das Spermatozoon eindringt (Henking [1890—1892]). Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Pyrrhocoris, wie aus den Angaben desselben Autors hervorgeht (Fig. 398 *A* p. 693).

In sehr vielen Fällen scheint das Eindringen des Spermatozoons im Stadium der ausgebildeten central oder bereits peripher gelegenen ersten Richtungsspindel zu erfolgen (Fig. 374 *A* p. 648 und Fig. 324 *C* p. 544), wie dies z. B. bei Chaetopterus, Ophryotrocha, Thalassema, Sagitta, Crepidula, Physa, Limax, bei der Forelle und manchen anderen Formen (Mead [1898], Korschelt [1895], Griffin [1899], Boveri [1890], Conklin [1901], v. Kostanecki und Wierzejski [1896], Linville [1900], Behrens [1898] und anderen Autoren) beobachtet wurde, obwohl freilich der Zeitpunkt des Eindringens gewissen Schwankungen unterworfen zu sein scheint und auch in einzelnen Fällen nicht mit völliger Sicherheit bestimmt werden konnte. Als besonders bemerkenswerth ist dabei hervorzuheben, dass das Ei im Zustand der ersten Richtungsspindel unter Umständen sehr lange verharrt, wie dies Boveri (1890) für Sagitta feststellte, und wie es sich auch bei anderen Formen, z. B. Ophryotrocha, verhält. Der weitere Fortgang des Reifungsprocesses hängt hier vom Hinzutreten des Spermatozoons ab, und die Ausstossung des Richtungskörpers unterbleibt, wenn dieses nicht stattfindet. Hier ist also eine directe Einflussnahme des männlichen Elements auf die Ausbildung des Eis wahrzunehmen.

Häufig tritt das Spermatozoon erst beim Uebergang des weiblichen Kerns in die zweite Richtungsspindel oder während der Bildung des zweiten Richtungskörpers in das Ei ein, wie dies z. B. bei Sycandra, Aequorea, Lepas, beim Amphioxus, Axolotl, bei Rana und Triton, bei der Maus und beim Fledermausei, wie auch allem Anschein nach bei anderen Wirbelthieren der Fall ist (Maas [1899], Häcker [1892], Bigelow [1902], Sobotta [1895 u. 1897], Fick [1893], O. Schultze [1887], Michaelis [1897], van der Stricht [1902]). Auch noch später, d. h. nach vollendeter Richtungskörperbildung, kann der Eintritt des Spermatozoons erfolgen, so bei einer von Boveri (1890) untersuchten Meduse (Tiara), in deren Eiern der Spermakern erst im Stadium des ruhenden Eikerns aufzufinden war, sowie bei Gonothyraea und anscheinend auch bei Cordylophora (nach Wulfert [1902] und Morgenstern [1901]). Erst in diesem Stadium werden auch die Eier der Seeigel abgelegt, und geht hier im Seewasser die Besamung vor sich, so dass ein solches Ei den ziemlich grossen ruhenden Eikern und dicht an der Peripherie den soeben eingedrungenen Spermatozoenkopf zeigt (Fig. 363 p. 636 u. 367 p. 641). Aehnlich verhalten sich auch die Eier anderer Echinodermen, doch zeigt das Beispiel der Seesterneier, die noch vor der Reifung im Keimbläschenstadium abgelegt werden, dass die Spermato-

zoen auch bereits während der Richtungskörperbildung in die Eier eindringen können, so wie dies weiter oben für verschiedene andere Thierformen angegeben wurde (O. Hertwig [1875—1878]). Bei den Ascidien (Phallusia, und ähnlich dürfte sich nach Boveri's Darstellung [1890] auch Ciona verhalten), scheint ebenfalls der Eintritt des Spermatozoons erst nach vollendeter Richtungskörperbildung stattzufinden, doch kann er nach der Angabe von Hill (1896) auch bereits während derselben und nach Golski (1899) sogar schon zur Zeit der Umbildung des Keimbläschens zur ersten Richtungsspindel erfolgen.

Man sieht hieraus, dass sich für die Zeit des Eintritts der Spermatozoen eine feste Regel nicht aufstellen lässt, wir griffen absichtlich eine Anzahl von Beispielen aus weit von einander entfernten Abtheilungen heraus, um zu zeigen, wie sie sich in dieser Beziehung übereinstimmend verhalten, oder wie andererseits näher stehende Formen stark differiren. Die Zahl dieser Beispiele liesse sich noch weiter vermehren, würde aber im Ganzen zu dem gleichen Resultat führen. Es ergibt sich daraus, dass zwar in einzelnen Fällen das Hinzutreten des männlichen Elements einen gewissen Einfluss auf den Fortgang des Eireifungsprozesses haben oder denselben sogar erst auslösen kann, dass aber in vielen und vielleicht sogar in der grossen Mehrzahl der Fälle die Eireifung unabhängig vom Spermatozoon und zum Theil sogar vor Eintritt desselben in das Ei abläuft.

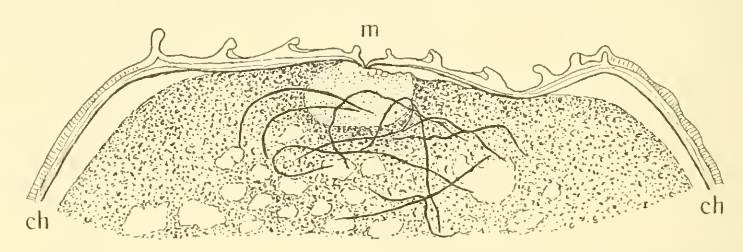


Fig. 359. Oberer Pol des Eis von Pieris brassicae; unter der Mikropyle (*m*) der helle „Empfängnissfleck", darunter im Ooplasma eine Anzahl Spermatozoen, *ch* Chorion (nach Henking).

Hierzu ist freilich zu bemerken, dass zur Lösung der Frage nach der Einflussnahme des männlichen Elements auf den Vollzug des Eireifungsvorgangs zielbewusste Experimente nöthig wären. Dass dieser Vorgang bei den Eiern mancher Thiere völlig unabhängig vom Hinzukommen des Spermatozoons verläuft, lässt ebenso für die Eier vieler anderer Thiere, in denen der Spermakern vom Ort der Richtungskörperbildung ziemlich weit entfernt ruhend liegt, die Vermuthung zu, dass auch bei ihnen eine solche Einflussnahme nicht stattfindet. Andererseits sieht man, wie erwähnt, wieder bei anderen Eiern, dass ohne das Hinzutreten des Spermatozoons der Verlauf der Reifung unterbrochen wird, und man würde berechtigt sein, von dem Verhalten dieser Eier auf diejenigen zu schliessen, bei welchen das Spermatozoon schon vor oder doch während des Reifungsprocesses eintritt, so lange für dieselben nicht die Unabhängigkeit beider Vorgänge nachgewiesen ist.

Sind die Eier zur Zeit, wenn sie mit den Spermatozoen in Berührung kommen, noch hüllenlos, so dringen diese ohne Weiteres in die äussere Schicht des Ooplasmas ein, in anderen Fällen sind die

Eihüllen durchdringbar oder, wenn dies nicht der Fall ist, müssen die Spermatozoen ihren Weg durch die zu diesem Zweck vorhandenen Mikropylkanäle nehmen (Cap. IV, p. 275 ff.). Für alle diese Fälle dürfte aber der Kopf durch eine besondere Gestaltung oder geeignete Vorrichtungen an seiner Spitze eingerichtet sein*). Aber auch das Ei kann gewisse Einrichtungen für die Aufnahme der Spermatozoen besitzen, abgesehen von den schon erwähnten Mikropylen der Eihüllen; es sind dies eigens differenzirte Parthien des Ooplasmas an wechselnden oder bestimmten Stellen des Eikörpers. Zu den letzteren gehören die bei den Eiern der Insecten unter den Mikropylen liegenden Parthien protoplasmatischer Substanz (HENKING's Empfängnissflecke, Fig. 359), welche entweder schon an den unreifen Eiern vorhanden sind oder aber erst kurz vor Eintritt der Befruchtung zur Ausbildung kommen. In sie treten die Spermatozoen zuerst ein und finden hier offenbar einen besseren Boden, als wenn sie direct zwischen die Masse der Dotterkörnchen gelangten. In ähnlicher Weise sind auch bei den Vertebraten unter den Mikropylcanälen besondere plasmareiche Parthien vorhanden, in welche die Spermatozoen zunächst eindringen (Fig. 387 *A* p. 678). Diese protoplasmareicheren Parthien des Eis können sich in Form eines „Empfängnisshügels" vorwölben, um die Spermatozoen aufzunehmen (Fig. 360—363, 367—369 u. 372), welche Erscheinung übrigens, zumal bei weniger dotterreichen oder dotterarmen Eiern, nicht auf bestimmte Stellen beschränkt zu sein braucht, sondern an verschiedenen Gegenden des Eis auftreten kann. Eier mit oder ohne Hülle, bei denen die Spermatozoen an ganz verschiedenen Stellen eindringen, finden sich in den niedersten Abtheilungen des Thierreichs bis hinauf zu den Wirbelthieren (Medusen, Turbellarien, Nemertinen, Anneliden, Echinodermen, Gastropoden, Amphioxus, Amphibien, Säugethiere). Indem die Eier in der Lage sind, an verschiedenen Stellen ihres Umfangs einen Empfängnisshügel zu bilden, zeigen sie dem Spermatozoon gegenüber eine gewisse Activität und betheiligen sich also ganz direct an der Aufnahme desselben. Uebrigens scheint diese Fähigkeit durchaus nicht allen, auch dotterärmeren Eiern zuzukommen, sondern das Spermatozoon dringt häufig ohne irgend welche erhebliche Beeinflussung der Eioberfläche in dieses

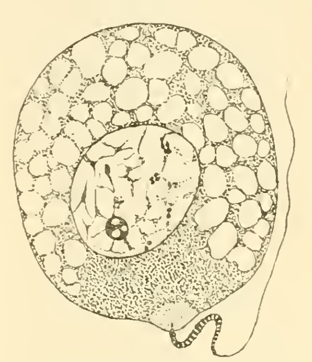


Fig. 360. Ei von Myzostoma glabrum während des Eindringens des Spermatozoons (nach WHEELER).

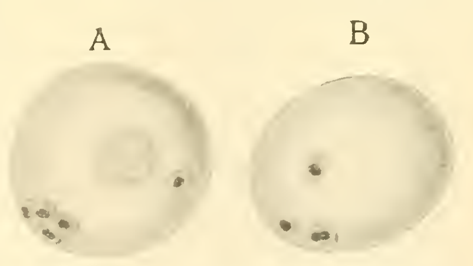


Fig. 361. Zwei Eier von Triton taeniatus (ohne Gallerthülle, die „Dotterlöcher" zeigend; in *A* ist der „Richtungsfleck" sichtbar; nach MICHAELIS).

*) Man vgl. hierzu den Abschnitt Morphologie der Spermatozoen, Kopf und Spitzenstück, Kap. V, p. 399 ff.

ein; in einigen Fällen hat man an der Eintrittsstelle eine trichterförmige Vertiefung bemerkt, die man dann als die für das Eindringen des Samenfadens vorgebildete Stelle ansah oder aber als Folge des Eindringens betrachtete, welches letztere z. B. beim Ei des Axolotls

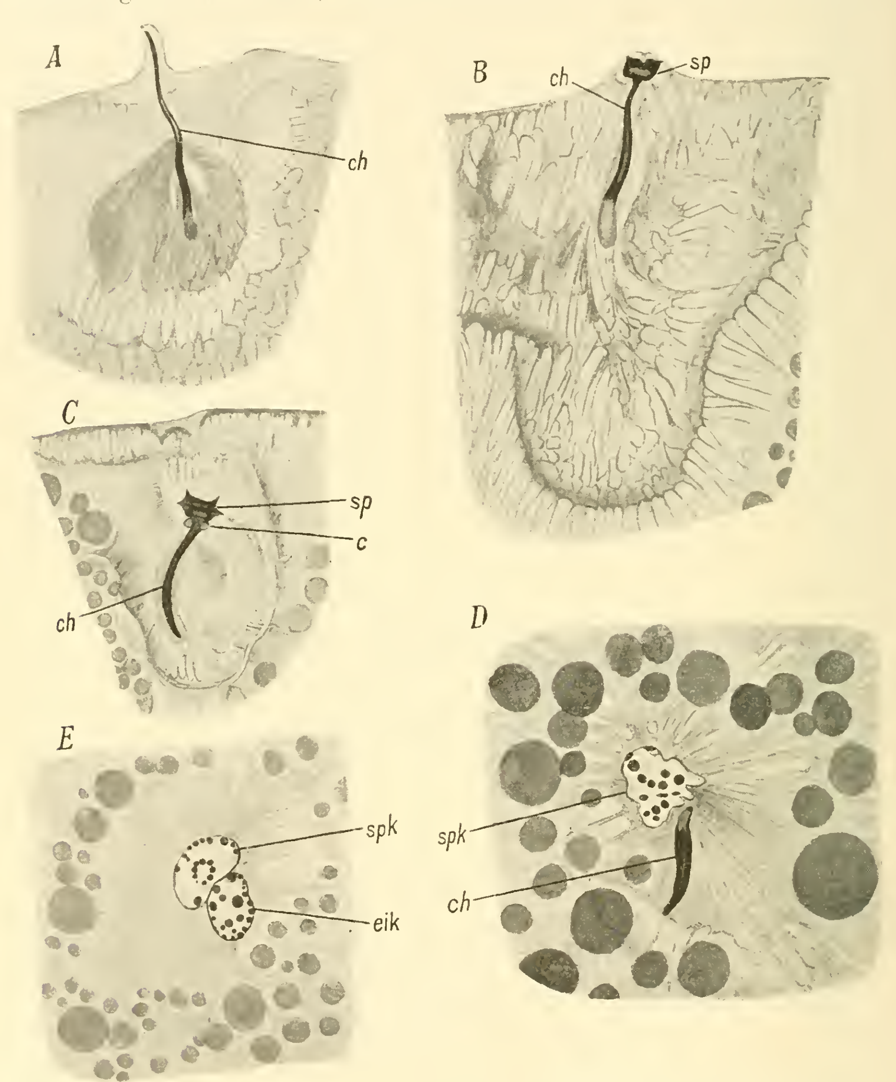


Fig. 362. Einige Stadien der Befruchtung des Eis von Julus (nach SILVESTRI). *A* Empfängnisskegel und chromatischer Strang (*ch*) des Eikerns, *B* Eindringen des Spermatozoons (*sp*), *C—D* Vereinigung des Sperma -und Eikerns bezw. des chromatischen Strangs (*ch*), *E* der Ei- und Spermakern an einander liegend.
c Centrosomen, *eik* Eikern, *spk* Spermakern.

der Fall ist (R. FICK). An den Eiern der Amphibien zeichnet sich in Folge ihrer Pigmentirung überhaupt die Eintrittsstelle der Spermatozoen leicht aus, so ist dies z. B. in auffallender Weise beim Tritonei ausgeprägt (Fig. 361), wo die sog. Dotterlöcher als stark pigmentirte

Stellen die Zahl der eingedrungenen Spermatozoen andeuten (VAN BAMBEKE [1870], MICHAELIS [1897]; man vgl. hierzu den Abschnitt Polyspermie p. 692).

Im Zusammenhang mit dem Eindringen des Spermatozoons in das Ei wird neuerdings ein höchst auffälliges Verhalten des Ooplasmas bezw. des Eikerns von SILVESTRI (1902) für Julus bezw. Pachyjulus beschrieben. Danach bildet das Ei an der Eintrittsstelle nicht nur eine besonders differenzirte Protoplasmaparthie oder einen Empfängnisshügel, sondern dieser letztere erhebt sich sogar zu einer Art Papille (Fig. 362 *A*). In diese tritt ein stabförmiges, stark färbbares Gebilde ein, welches nach SILVESTRI aus der chromatischen Substanz des Eikerns hervorgegangen sein soll. Indem das Spermatozoon an dieser Stelle eindringt, kommt es in directe Berührung mit dem modificirten Eikern (Fig. 362 *B*); beide begeben sich dann wieder mehr in die Tiefe des Ooplasmas (Fig. 362 *C*), und hier treten am Spermakern die Centrosomen bezw. in ihm die Chromosomen auf (*C* u. *D*). Der nach SILVESTRI's Angabe so eigenartig modificirte Eikern hat seine Zurückverwandlung bisher noch nicht erfahren, sondern zeigt sich noch immer als jener chromatische Strang, als welcher er vorher beschrieben wurde (Fig. 362 *D*); später nimmt er dann wieder die gewöhnliche Kernstructur an (*E*), er gleicht dem Spermakern, und beide zeigen nunmehr ein Verhalten, wie man es auch sonst von den Geschlechtskernen kennt (Fig. 385—391 p. 676 ff.).

Man wird gegen diese Darstellung einzuwenden haben, dass erstens der Uebergang der chromatischen Substanz des Eikerns in jenen stark färbbaren Strang nicht genügend bewiesen ist und sodann für dessen Rückkehr in die Kernstructur ebenfalls die Uebergangsstadien fehlen. Da eine solche, gewissermaassen active Betheiligung des Eikerns an der Aufnahme des Spermatozoons etwas ganz Neues ist und zweifellos ein sehr interessantes Factum darstellen würde, so ist ein lückenloser Nachweis zu verlangen. SILVESTRI sucht die Erklärung des merkwürdigen Vorgangs darin, dass es sich hier um Thiere mit „unbeweglichen Spermatozoen“ handelt, wie wir sie an anderer Stelle beschrieben (p. 454 Fig. 265 *E* u. *F*), und dass die mangelnde Beweglichkeit der Samenzelle durch eine gewisse Activität des Eis ausgeglichen wird. Hierzu ist zu bemerken, dass die Bedeutung der Eigenbewegung des Spermatozoons im Aufsuchen des Eis liegt und dann grösstentheils erledigt ist, wenn dieses das Ei einmal erreicht hat, allerdings kommt sie wohl auch für den Act des Eindringens selbst noch in Betracht, aber ob Letzteres genügt, um das eigenartige Verhalten des Eikerns zu erklären, muss dahin gestellt bleiben. Bei vielen Eiern sieht man den mehr oder weniger modificirten Spermatozoenkopf längere Zeit ganz in der Nähe der Eiperipherie liegen und dann erst durch Kräfte, die mit den Structurveränderungen des Ooplasmas im Zusammenhang stehen, mehr in das Eiinnere und gegen den Eikern hin bewegt werden. Eine Eigenbewegung der Samenzelle kommt hierfür, wie auch gewiss häufig für das Eindringen selbst, nicht mehr in Betracht. Trotzdem sind die Angaben SILVESTRI's entschieden von Interesse und verdienen Beachtung, da ihnen jedenfalls irgendwie Thatsächliches zu Grunde liegen muss; desshalb wollten wir nicht versäumen, wenn auch mit einer gewissen Reserve, auf sie hinzuweisen.

Eine für die Weiterentwicklung des Eis offenbar sehr wichtige Einrichtung besteht darin, dass ihm die Fähigkeit zukommt, unmittelbar nach dem Eindringen des Spermatozoenkopfes in das Ooplasma eine Membran abzuscheiden; dadurch schützt es sich vor dem Ein-

dringen mehrerer Spermatozoen, welches in den meisten Fällen schädlich ist und abnorme Entwicklung zur Folge hat, wie wir später noch sehen werden. Die Bildung einer solchen, durch das Eindringen des Spermatozoons hervorgerufenen Membran ist bei verschiedenen Thieren, vor allen Dingen bei den Echinodermen, beobachtet worden, deren Eier bei der Ablage noch ohne die sie vor der Ueberfruchtung schützende Hülle sind und diese erst in Folge der Besamung erhalten (O. Hertwig [1875—1878], Fol [1879]. Das Zustandekommen der Membran wird man sich (im Anschluss an die Untersuchungen von O. und R. Hertwig [1887] sowie Herbst [1893]) ungefähr so vorstellen, dass die schon vorher consistentere Aussenschicht des Ooplasmas sich in Folge des vom Spermatozoon ausgeübten Reizes abhebt, wobei gleichzeitig eine Flüssigkeitsausscheidung in den zwischen dieser Membran und der Eioberfläche entstehenden Spaltraum erfolgt. Die Versuche der genannten Forscher zeigten, dass eine entsprechende Hüllmembran sich

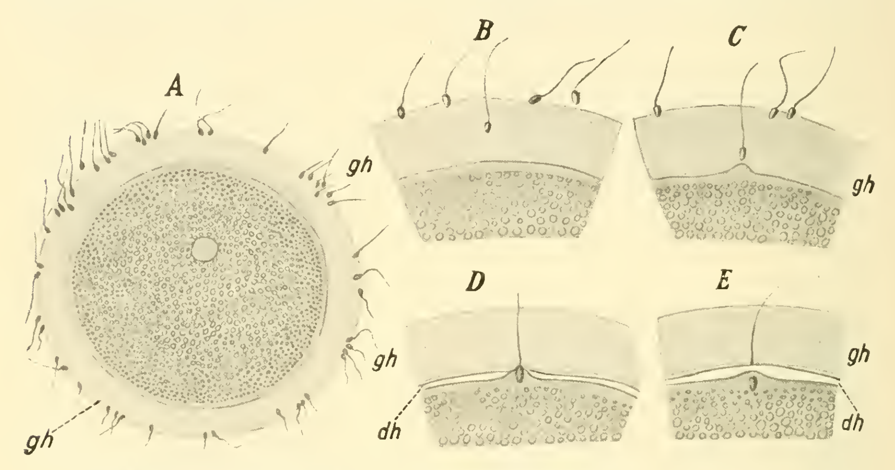


Fig. 363. Die einleitenden Vorgänge der Befruchtung am Asteriden-Ei, Eindringen des Spermatozoons (nach H. Fol und E. B. Wilson).
A Das Ei von Spermatozoen umgeben, *B* und *C* Vordringen der Spermatozoen in die Gallerthülle (*gh*), Bildung des Empfängnisshügels (*C*), *D* und *E* Eindringen in die Eioberfläche, Bildung der Dotterhaut (*dh*), Abwerfen des Schwanzes (*E*).

auch in Folge der Einwirkung verschiedener Reagentien um das Ei bilden kann; bei Eiern, die hüllenlos oder auch bereits von einer Membran umgeben in's Wasser abgelegt werden, kann übrigens durch die blosse Einwirkung des letzteren eine Dotterhaut; bezw. eine zweite (innere) Hülle abgeschieden werden. Letzteres ist, um nur ein Beispiel herauszugreifen, bei Amphioxus der Fall, an dessen bereits von einer im Ovarium gebildeten Hülle umgebenen Ei bei der Ablage in's Wasser durch Umwandlung der Rindenzone eine zweite Membran gebildet wird, die sich sofort beim Eindringen des Spermatozoons von der Eioberfläche abhebt, beim Unterbleiben der Besamung aber fest an dieser haftet (Sobotta [1897]).

Es wird von den Beobachtern hervorgehoben, wie ausserordentlich rasch, blitzschnell die Bildung bezw. das Abheben der Dotterhaut nach dem Eindringen des Spermatozoons vor sich geht, woraus wohl mit einiger Sicherheit geschlossen werden darf, dass es sich that-

sächlich um eine Einrichtung zur Verhinderung des weiteren Eindringens von Spermatozoen handelt. Für diese Auffassung spricht auch der bekannte Versuch der Brüder HERTWIG, welche durch Einwirkung lähmender Mittel, wie Strychnin, erhöhte Temperatur etc., die Ausbildung der Dotterhaut verzögerten und dadurch das Eindringen mehrerer Spermatozoen in das Ei ermöglichten.

Wie uns scheint, wird die Auffassung von der die Ueberfruchtung verhindernden Dotterhautbildung durch eine gewisse Modification dieses Vorgangs gestützt, wie sie sich beim Axolotl findet. Dessen Ei ist nach R. FICK von einer äusseren stärkeren und einer inneren, weit feineren Hülle, der Dotterhaut umgeben, die beide schon vor der Besamung vorhanden sind. Sofort nach Durchstechung der Eihäute durch den Spiess des Spermatozoons erfolgt ein Flüssigkeitserguss zwischen die beiden Membranen, so dass sie jetzt durch einen weiten Spaltraum getrennt erscheinen und, wie man annehmen darf, das Eindringen weiterer Spermatozoen dadurch erschwert oder verhindert wird.

Vielleicht ist es übrigens nicht nur das Abheben einer Dotterhaut, sondern möglicher Weise gleichzeitig auch eine gewisse Erhärtung der Rindenschicht des befruchteten Eis, welche dasselbe vor Ueberfruchtung schützt, wie eine Beobachtung von DRIESCH zu beweisen scheint, wonach membranlos gemachte Seeigeleier bei Zusatz von Spermatozoen diesen den Zugang in ihr Inneres doch nicht gestatteten. Hier schliesst sich naturgemäss die Beobachtung an, dass die Bildung einer Dottermembran in Folge der stattgehabten Besamung überhaupt bei Weitem nicht allen Eiern zukommt, und dass diese in Folge dessen auf irgend eine Weise, also vielleicht durch ein plötzliches Erhärten ihrer Rindenschicht nach Eintritt eines Spermatozoons vor dem Eindringen mehrerer der sie oft in grosser Menge umschwärmenden Samenfäden geschützt sind.

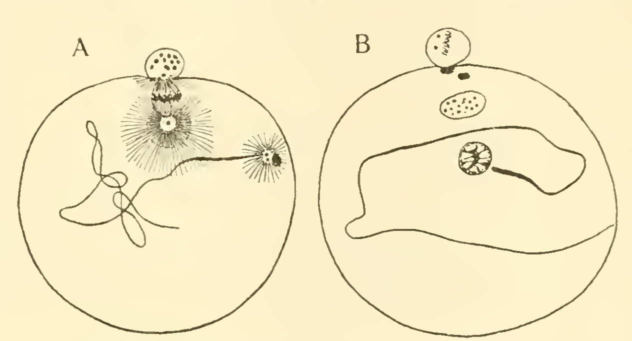


Fig. 364. *A* Ei von Physa fontinalis im Stadium der zweiten Reifungstheilung; über der zweiten Richtungsspindel der erste Richtungskörper; am Vorderende des Spermatozoons die beiden Centrosomen mit Strahlung und der Spermakern; *B* Ei von Limnaea mit dem in Theilung befindlichen ersten Richtungskörper; der zweite Richtungskörper fehlt: nur die „Zwischenkörper“ der Spindel sind noch vorhanden, darunter der Eikern, am Vorderende des Spermatozoons der in Ausbildung begriffene Spermakern (*A* nach v. KOSTANECKI und WIERZEJSKI, *B* nach LINVILLE).

Das Eindringen selbst erfolgt je nach der Gestaltung des Kopfes und der Beschaffenheit des Schwanzes durch bohrende Bewegungen, welche das Durchdringen der Eihäute bezw. den Eintritt in die Rindenschicht des Eikörpers erleichtern. Später ist es dann ein anderes Moment, welches das männliche Element im Ei vorwärts treibt (vgl. p. 651 ff. u. 667 ff). Der Schwanz, welcher wie bei der Bewegung, so auch beim Eindringen des Spermatozoons durch seine kreisenden

oder schlagenden Bewegungen eine wichtige Rolle spielt, muss diese naturgemäss im Innern des Eikörpers verlieren, vorausgesetzt, dass er nicht überhaupt schon vorher zu Grunde ging. Zuweilen nämlich wird der Schwanz unmittelbar nach dem Eindringen des Kopfes in das Ooplasma abgeworfen (Fig. 363 *D* u. *E*), wie dies bei den Echinodermeneiern der Fall ist, bei denen man ihn nach vollzogenem Eintritt des Kopfes, an der soeben abgehobenen Dotterhaut anhaftend, beobachten kann (O. Hertwig, Wilson). Dieses Abwerfen des Schwanzes ausserhalb des Eikörpers kommt jedenfalls noch bei vielen anderen Thierformen vor, so z. B. bei Bulla nach Smallwood (1901), während er bei anderen nicht so bald verloren geht, sondern mit in den Eikörper hineingezogen wird und hier eventuell noch längere Zeit sichtbar bleibt (Fig. 364 u. 365 und Fig. 398 p. 693). Letzteres ist z. B. bei Turbellarien, Anneliden, Insecten, besonders auch an einer ganzen Anzahl Gastropoden (Helix, Arion, Limax, Physa, Aplysia, Cymbulia u. a.) und Wirbelthieren (Petromyzon, Forelle, Axolotl, Triton, Bufo, Vesperugo) beobachtet worden (v. Klinckowström [1897], van der Stricht [1898], Francotte [1898], Gérard [1901], Schockaert [1902], Foot [1894], v. Kostanecki [1902], Henking [1892], Garnault [1888 u. 1889], Platner [1886], Linville [1900], v. Kostanecki und Wierzejski [1896], Bochenek [1899], O. Hertwig [1875—1878], v. Kupffer [1886], Böhm [1888], Blanc [1894], Fick [1893], Michaelis [1897], King [1901], van der Stricht [1902] u. A.). Obwohl der Schwanz also in vielen Fällen mit in das Ei aufgenommen wird, beansprucht dieses Verhalten doch allem Anschein nach keine höhere Bedeutung, da der Schwanz bei anderen Thieren, nachdem er seine Rolle als Bewegungsorgan ausgespielt hat, achtlos bei Seite geworfen wird, ohne dass seine Substanz eine weitere Verwendung erfährt. Letzteres scheint auch dann nicht der Fall zu sein, wenn er mit in das Ei übergeht; auf diesen Punkt haben wir in anderer Verbindung noch zurück zu kommen.

2. Die Veränderungen der beiden Geschlechtszellen durch den Befruchtungsvorgang.

A. Die Umwandlung des Spermatozoons im Ei. Die Ausbildung des Spermakerns.

Wir schicken unserer Darstellung dasjenige Object voraus, an welchem die uns hier interessirenden Vorgänge am genauesten studirt worden sind und sich unter Zuhilfenahme der künstlichen Befruchtung auch sehr leicht wiederholen lassen, nämlich das Ei der Echinodermen, speciell der Seesterne und Seeigel, von denen die ersteren vor, die letzteren nach der Richtungskörperbildung vom Mutterthiere in das Wasser entleert werden. Die Eier sind nackt oder höchstens von einer schleimigen oder gallertigen Substanz umgeben; sie werden alsbald von einer Menge Spermatozoen umschwärmt. Recapituliren wir nochmals kurz die sich zunächst abspielenden, schon vorher für die Befruchtung der thierischen Eier im Allgemeinen geschilderten Vorgänge, so sehen wir, wie ein Spermatozoon den sich ihm entgegenstreckenden Empfängnisshügel (cône d'attraction, cône d'imprégnation von Fol, entrance cone [Wilson]) berührt und in diesen eindringt, worauf sich sofort die Dotterhaut abhebt und nach dem weiteren

Vordringen des Spermatozoenkopfes der Empfängnisshügel zurückgebildet wird (Fig. 367 *A—F*). Der Schwanzfaden wird dabei abgeworfen und bleibt ausserhalb der Eihaut zurück, wie wir bereits früher sahen (Fig. 363 *A—E*). Wird er mit in das Ei aufgenommen, so entzieht er sich schon bald den Blicken, indem er bereits nach kurzer Zeit resorbirt wird, oder aber er bleibt als mehr oder weniger stark färbbares Gebilde noch einige Zeit erhalten, selten jedoch sehr lange. und so darf man das Verhalten einiger Gastropoden als Ausnahme betrachten, in deren Eiern der sehr lange Schwanzfaden während des ganzen Befruchtungsprocesses (Physa. Limnaea, Helix, Limax [Fig. 364]). ja noch bis zur Ausbildung der Furchungsspindel vorhanden ist, wie es O. HERTWIG bei Cymbulia und Tiedemannia. PLATNER bei Arion beobachtete.

Ausser dem Verlust oder der allmäligen Rückbildung des Schwanzes ist das Spermatozoon sehr bald noch anderen Umwandlungen unterworfen, die vor Allem den Kopf betreffen. Zunächst sieht man den Kopf noch in seiner früheren Gestalt ziemlich nahe an der Peripherie des Eis liegen (Fig. 367 *B*), doch gibt er sie dann bald auf; in anderen Fällen kann man ihn länger im Ooplasma liegen sehen, und zwar hauptsächlich wohl dann, wenn seine Gestalt characteristischer ist, etwa wie die lange Stabform bei Amphibien und manchen Insecten (Fig. 365); wir verweisen z. B. auf die

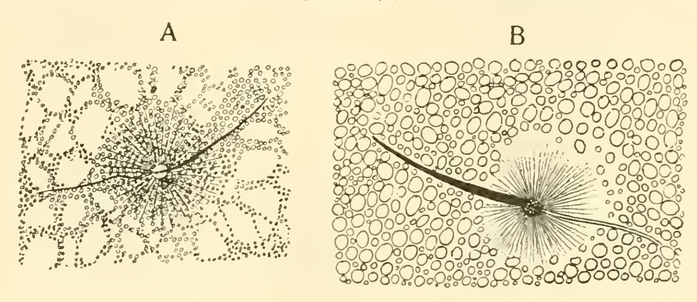


Fig. 365. Spermatozoenkopf im Ooplasma, dahinter (zwischen Kopf und Schwanz) das Centrosoma bezw. die Strahlung *A* von Pieris brassicae nach HENKING, *B* von Amblystoma mexicanum nach FICK.

schönen Beobachtungen von HENKING an Pieris und von FICK am Axolotlei. Hier ist die Verwandlung, welche der Spermatozoenkopf durchmachen muss, naturgemäss umständlicher und erfordert etwas längere Zeit.

Die Umwandlungen des Spermatozoenkopfes lassen sich im Ganzen dahin zusammenfassen, dass seine Gestalt unregelmässiger wird, sich verkürzt und allmälig ungefähr zur Kugelform abrundet Fig. 366 *A—D*); die Details dieses Vorgangs hängen, wie gesagt, von der vorherigen Gestalt des Kopfes ab und werden sich einfacher bei gedrungener, complicirter bei langgestreckter oder sonstwie modificirter Form des Kopfes abspielen (Fig. 365 *A, B*). Derselbe pflegt dabei ein intensives Färbungsvermögen und compactes Aussehen zu zeigen, er quillt dann sozusagen auf, indem er sich auf Kosten des umgebenden Ooplasmas etwas vergrössert; Vacuolen treten in seiner bisher sehr homogenen und gleichmässig färbbaren Substanz auf (Fig. 366 *B—D*); allmälig bildet sich ein chromatisches Netzwerk in ihm aus, auch Nucleolen

treten auf (Fig. 366 *E* u. *F* u. Fig. 367 *G*); kurz, er nimmt das Aussehen eines Kernes an, den man als den Spermakern (O. HERTWIG) oder männlichen Vorkern (pronucléus mâle, E. VAN BENEDEN) bezeichnet (Fig. 366 *D—G*). Der Spermakern entsteht also direct durch Umwandlung des Spermatozoenkopfes. Auf seine weitere Ausbildung und besonders diejenige seiner chromatischen Substanz wird noch zurück zu kommen sein (vgl. p. 675). Ehe der Spermatozoenkopf übrigens diese Gestaltveränderung durchmacht, ist noch eine andere auffallende Erscheinung zu bemerken, nämlich die Drehung, welche er nicht lange nach seinem Eintritt in das Ei zu erleiden pflegt. Anfangs ist seine Spitze entsprechend der Richtung des Eindringens gegen den Mittelpunkt, seine Basis gegen die Peripherie des Eis gerichtet (Fig. 367 *A*, *B*). Alsbald aber beginnt eine Rotation, wie WILSON und MATHEWS sie besonders klar für das Echinidenei zeigten, und wie sie dann für eine ganze Reihe anderer Formen

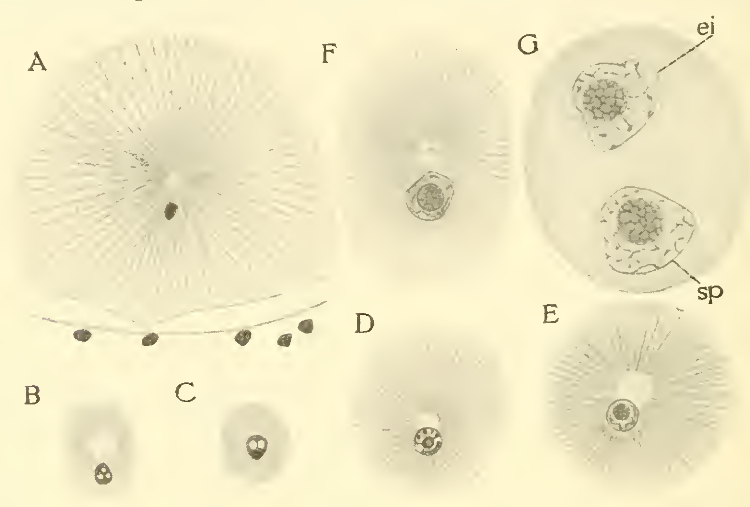


Fig. 366. Ausbildung des Spermakerns von Ophryotrocha puerilis (Original). *A* Spermakern mit Strahlung, bald nach dem Eindringen, ausserhalb der Eihülle mehrere Spermatozoenköpfe, Empfängnisshügel noch sichtbar, *B* und *C* Auftreten der Vacuolen, *D—F* Auftreten des chromatischen Netzwerks und des Nucleolus; der Kern hat an Umfang zugenommen; in *G* ist Letzteres noch mehr der Fall; Eikern (*ei*) und Spermakern (*sp*).

nachgewiesen wurde (vgl. unten p. 649). Man sieht den Spermatozoenkopf sich um 180° drehen, so dass er bald parallel und schliesslich wieder vertical zur Eiperipherie liegt und die Spitze nunmehr nach aussen, die Basis aber nach innen gerichtet ist (Fig. 367 *C—E* und Fig. 366 *A*). Es hat dies die Bedeutung, dass die an seiner Basis entstehende Strahlung ihm nunmehr auf seinem weiteren Weg in das Eiinnere vorausgeht (Fig. 366 *A*, Fig. 367 *E* u. *F*). So weit die bisherigen, an Zahl freilich immer noch recht beschränkten Beobachtungen dieses Vorgangs zeigen, besitzt derselbe eine grosse Verbreitung und findet seine Erklärung dadurch, dass das Centrosoma (als Centrum jeder Strahlung) seinen Sitz an der Basis des Kopfes, d. h. im Mittelstück, hat, worauf weiter unten (p. 645 ff.) noch zurück zu kommen sein wird.

Etwas erschwert scheint die Drehung des Kopfes offenbar dann zu sein, wenn derselbe sehr lang ist und ausserdem der Schwanz zunächst erhalten bleibt, wie wir dies bereits von den Amphibien und Insecten erwähnten. Die Rotation findet aber auch hier auf die vorher geschilderte Weise statt, nur erfolgt sie etwas tiefer im Innern des Eis (Fig. 365 *A*, *B*). Es gibt ein eigenthümliches Bild, wie die Strahlung (beim Axolotl nach FICK) am Ende des noch erhaltenen langen Kopfes, und zwar nach dem Eiinnern zu gelegen ist oder (bei Pieris und ganz ähnlich auch bei Agelastica, Pyrrhocoris und Lasius nach HENKING) in Folge des Auftretens der Strahlung zwischen Kopf und Schwanz eine knieförmige Knickung des Samenfadens erfolgt (Fig. 398 *B*—*D* p. 693), wie es scheint in Folge der an dieser Stelle auf ihn ausgeübten Zugwirkung. In diesem Fall würden sich also Kopf und Schwanz im Schlepptau der vorangehenden Strahlung befinden.

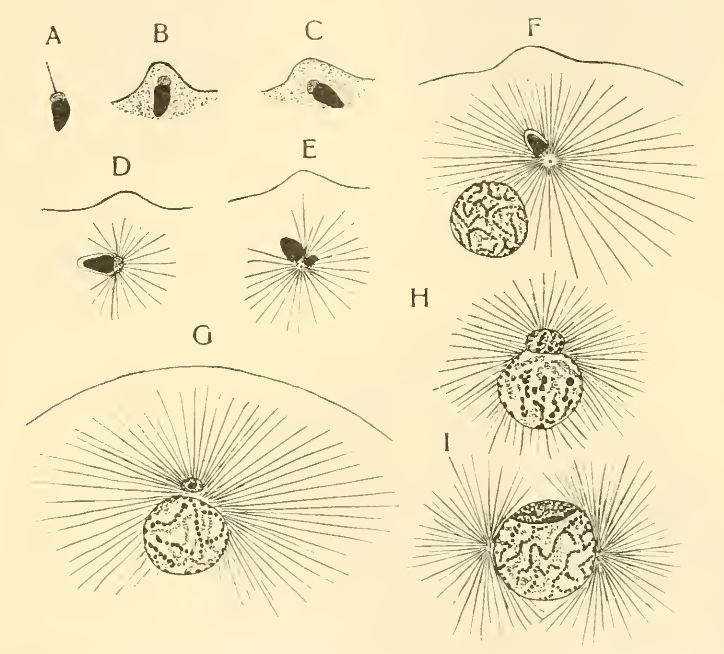


Fig. 367. Eintritt des Spermatozoenkopfes in das Ei eines Seeigels (Toxopneustes), sowie die Rotation, allmälige Umwandlung innerhalb desselben und die Vereinigung mit dem Eikern (nach WILSON und MATHEWS).

In *B*—*F* ist die Eintrittsstelle als Empfängnisshügel noch markirt, *B*—*E* Rotiren des Spermatozoenkopfes, *E* Abwerfen des Mittelstücks, *G*—*I* Vereinigung des kleineren Spermakerns mit dem weit umfangreicheren Eikern.

B. Die Beeinflussung des Ooplasmas durch den Befruchtungsvorgang.

Während des Verlaufs der geschilderten Vorgänge hat der Spermakern bereits einen längeren oder kürzeren Weg im Ooplasma zurückgelegt. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, dass das Ei, abgesehen von den noch zu beschreibenden Kernveränderungen, durch das Hinzutreten des männlichen Elements wesentlich beeinflusst wird, was sich zum Theil direct in Veränderungen seiner Structur zu er-

kennen gibt. Wir denken hierbei zunächst weniger an die schon erwähnten, mit dem Spermakern in Verbindung stehenden Strahlungen, die sich thatsächlich über einen grossen, wenn nicht über den grössten Theil des Eis erstrecken können (Fig. 378, 385 u. a.), sondern haben

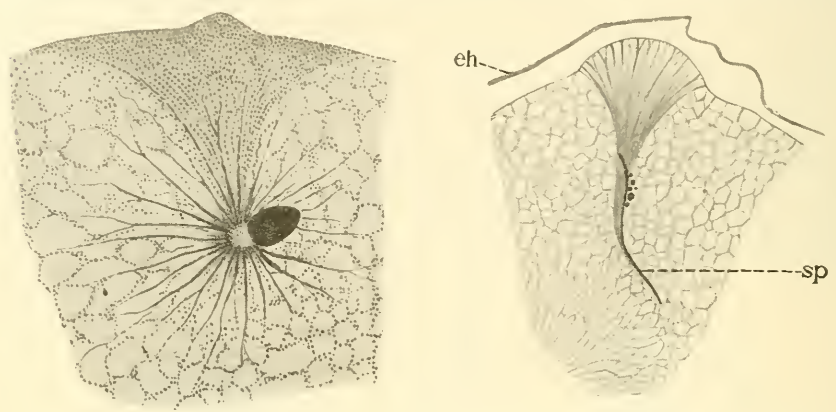


Fig. 368. Theil des Eis von Toxopneustes mit dem in Rotation befindlichen Spermatozoenkopf, dem zurücktretenden Empfängnisshügel, der Bahn im Ooplasma und der Strahlung (nach E. B. Wilson).

Fig. 369. Schnitt durch einen Theil des Eis von Allolobophora foetida, um den Empfängnisshügel und die den Spermatozoenkopf begleitende Protoplasmastrasse zu zeigen (nach K. Foot).

eh Eihaut, *sp* Spermatozoon.

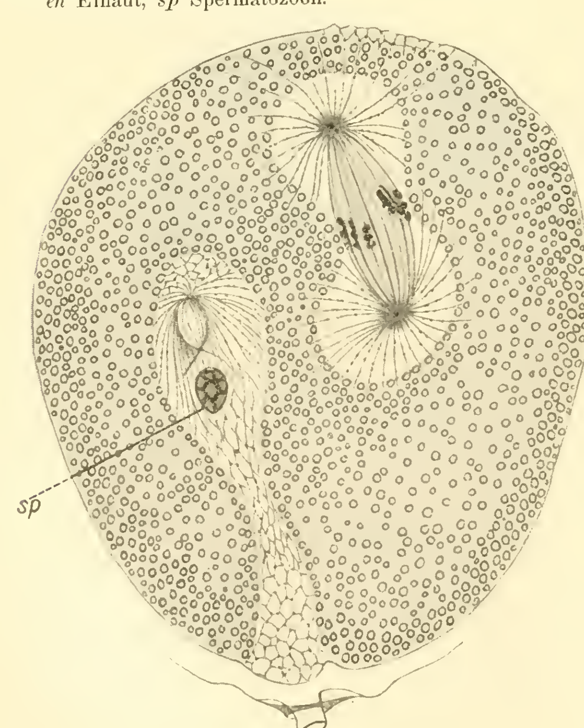


Fig. 370. Ei von Unio complanata im Stadium der ersten Richtungsspindel (nach Lillie).

m Mikropyle, von der die Strasse des Spermakerns ausgeht; *sp* Spermakern, daneben die Centrosomen mit ihren Strahlungen.

zunächst nur jene Erscheinungen im Auge, welche sich unmittelbar an den Eintritt des Spermatozoons anschliessen. Wir sahen, dass bereits bei der Berührung des Eis durch das Spermatozoon eine gewisse Umlagerung im Ooplasma stattfinden kann, indem sich protoplasmatische Substanz in Form eines „Empfängnissflecks" an der Eiperipherie anhäuft oder gar als Empfängnisshügel über diese vorwölbt (Fig. 363—369). Bei anderen Eiern sieht man an der Stelle, wo das Spermatozoon eingedrungen ist, einen protoplasmatischen Hof um dasselbe entstehen, der sich von dem umgebenden Dotter deutlich abgrenzt. Er erscheint vielfach als ein mit der Basis gegen die Eiperipherie gerichteter Kegel; zuweilen ist an ihm eine radiäre Streifung des Plasmas wahrnehmbar (bei Triton nach Michaelis), was auffallend an jene streifigen Structuren erinnert, die das Cytoplasma vielfach annimmt, wenn es zur Fortleitung irgend welcher Stoffe dient. — In manchen Fällen bezeichnet eine mehr oder weniger breite Strasse von irgendwie abweichend structurirter Substanz den Weg, welchen das Spermatozoon im Ei genommen hat (Fig. 368 bis 371 u. Fig. 380 u. 398 p. 693). Bei dotterarmen Eiern wird dies naturgemäss weniger hervortreten, obwohl ein derartiges Verhalten auch bei ihnen, z. B. von Wilson (1895) am Seeigelei, beobachtet wurde (Fig. 368), während bei dotterreichen Eiern der Unterschied sehr auffällig sein kann (Fig. 398 *B*—*E* p. 693, Fig. 387 *A* u. *B* p. 678). In recht characteristischer Weise macht sich der Weg des Spermakerns im Ei von Unio geltend (nach Lillie [1901]). Wie wir schon hörten, dringt hier das Spermatozoon am vegetativen Pol in der Gegend der Mikropyle in's Ooplasma ein (Fig. 370); eine leichte Erhebung kennzeichnet auch später noch den Ort des Eindringens. Der Spermakern bewegt sich von hier aus ungefähr gegen den animalen Pol hin, und eine Strasse deutlich schaumig structurirten Protoplasmas, welches sich scharf von dem umgebenden dotterreichen Ooplasma abhebt, bezeichnet seinen Weg Fig. 370).

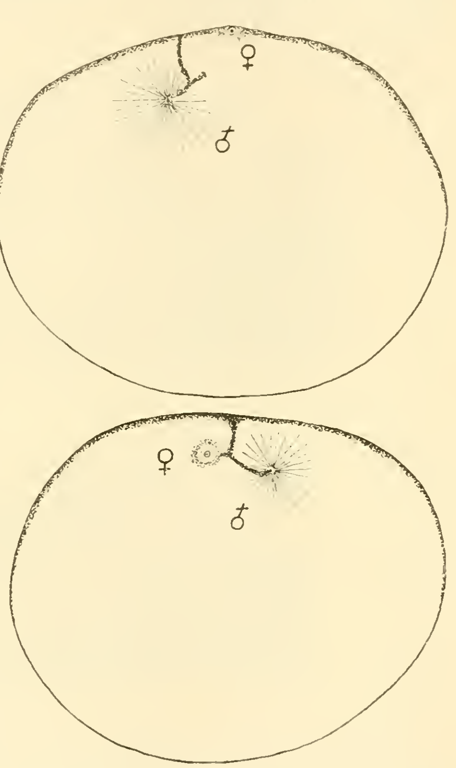


Fig. 371. Schnitte durch Eier von Amblystoma mexicanum, welche den Eikern (♀) in verschiedener Lagerung und die Pigmentstrasse des Spermakerns (♂) zeigen (nach R. Fick).

Eine derartige Strasse eigens differenzirter und abweichend färbbarer Substanz beschreibt auch K. Foot (1897) im Ei von Allolobophora (Fig. 369). Desgleichen ist nach Brauer's Darstellung ein solcher Strang

dichterer protoplasmatischer Substanz im Ei von Branchipus hinter dem nach innen zu vordringenden Spermakern vorhanden und tritt hier besonders deutlich hervor, da es sich um ein recht dotterreiches Ei handelt. Dieselbe Erscheinung kennt man in ähnlicher Weise auch von den Insecten (Blochmann [1886 u. 1887], Heider [1889], Henking [1892] Fig. 398 p. 693). Besonders eingehend hat sie R. Fick beim Axolotl untersucht, wo dieser Plasmaweg des Spermatozoons im Dotter noch durch eine reiche Pigmentirung ausgezeichnet ist (Fig. 371), von der man annehmen möchte, dass sie von dem Oberflächenpigment des Eis herrührt und vom Spermatozoon auf seiner Bahn mitgenommen wurde, obwohl auch von einer Neuproduction des Pigments unter dem Einfluss des Spermatozoons gesprochen worden ist (Fick [1893]).

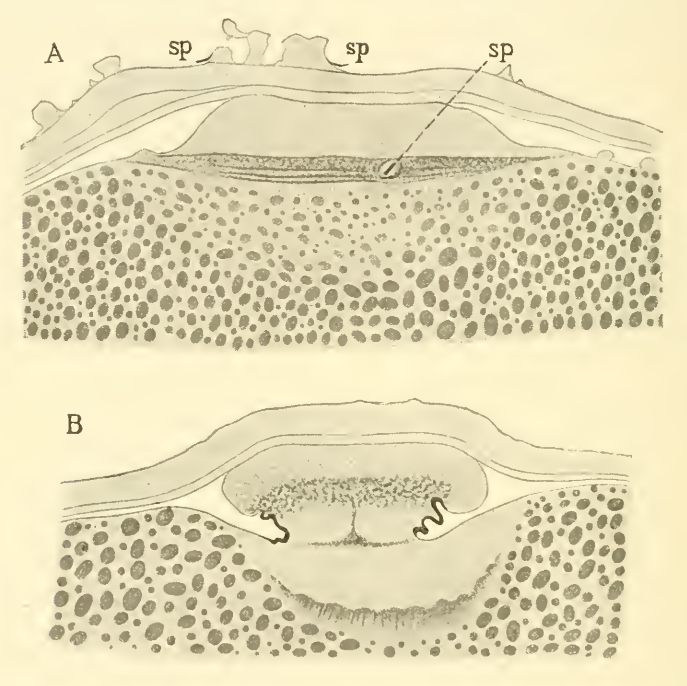


Fig. 372. Befruchtungsstadien von Petromyzon fluviatilis nach Herfort. *A* Seitliche Retraction der Eiperipherie von der Eihaut, im Polplasma der Kopf des Spermatozoons (*sp*). An der äusseren Eihaut Reste der Flocke mit eingelagerten Spermatozoen (*sp*). *B* Einschnürung des Polplasmas, welches nunmehr einen mützenförmigen Aufsatz bildet; gegen den Dotter Absetzung desselben durch die wellige Membran.

Bezüglich der Veränderungen des Eis unter dem Einfluss des Befruchtungsprocesses sind die Beobachtungen von Bedeutung, welche am Ei von Petromyzon schon früher (durch v. Kupffer und Benecke [1878], Calberla [1878], Böhm [1888]) angestellt und neuerdings durch Herfort (1899 u. 1900) wiederholt wurden. Das Petromyzonei zeigt am animalen Pol eine Anhäufung von Protoplasma (Fig. 328 p. 548), welche sich zur Zeit des Eindringens des Spermatozoons als ein breiter Empfängnisshügel vorwölbt (Fig. 372 *A*); es macht dann weitere und auffallende Veränderungen durch, indem die Basis des Hügels schmäler wird und eine Einschnürung erfährt, so dass also ein Theil des Polplasmas knopfförmig

dem Ei aufsitzt (Fig. 372 *B*). Da, wo das „Polplasma" an den Dotter grenzt, zeigt es eine besonders differenzirte Schicht, die sich wellenförmig gegen das übrige Polplasma abhebt (Fig. 372 *B*). Indem der Stiel der abgeschnürten Parthie des Polplasmas noch dünner wird, kann es zur völligen Ablösung eines Theils desselben kommen, die Hauptmasse begibt sich jedoch mehr nach der Tiefe (Fig. 387 *A*—*D* p. 678), wo sie, umgeben vom Dotter, eine umfangreiche Protoplasma-Ansammlung bildet, die anfangs noch durch eine schmale Strasse und später überhaupt nicht mehr mit der Peripherie in Verbindung steht (Fig. 387 *C* u. *D*). In dieser Protoplasma-Insel finden sich die beiden Geschlechtskerne, welche sich activ oder passiv an der Lageverschiebung des „Polplasmas" betheiligten.

In die Reihe derjenigen Erscheinungen, welche durch den Eintritt des männlichen Elements in das Ei hervorgerufen werden, müssen wohl auch die oft recht stürmisch verlaufenden Bewegungen an und im Ei, die Strömungen im Ooplasma, Contractionen des Eikörpers, das Aussenden von Fortsätzen an der Eioberfläche und andere derartige Vorgänge gerechnet werden, wie sie zur Zeit der Befruchtung oder bald nach derselben an den Eiern verschiedener Thiere beobachtet worden sind; wir erinnern nur an das in dieser Beziehung besonders auffallende Verhalten der Nematodeneier und derjenigen verschiedener Teleostier (Bütschli [1875 u. 1876], Ziegler [1895], v. Erlanger [1897], Ransom [1868]). Sogar eine Verschiedenheit in der Consistenz des Ooplasmas vor und nach der Befruchtung hat man bei verschiedenen Eiern wahrnehmen und sie auf die Einwirkung des Spermatozoons zurückführen wollen. Wenn man, zumal in späteren Stadien, sieht, welchen gewaltigen Umfang die vom Spermakern ausgehenden Strahlensysteme erlangen können, und welche bedeutende Veränderung der Eistructur in morphologischer Beziehung durch sie bewirkt wird, so braucht man eine so weitgehende Beeinflussung des Eis nicht für unwahrscheinlich zu halten.

C. Die weiteren Veränderungen des Spermatozoons im Ei. Auftreten und Herkunft der Centrosomen.

Wie das Spermatozoon beim Befruchtungsvorgang einen grösseren oder geringeren Einfluss auf das Ei ausübt, so ist dies umgekehrt noch in weit höherem Maasse von Seiten des Ooplasmas der Fall. Einige der Umänderungen, welche das in das Ei eintretende Spermatozoon erleidet, lernten wir bereits kennen. Wir sahen, dass der Schwanz entweder sofort abgeworfen oder anderenfalls doch sehr bald resorbirt wird; dasselbe Schicksal erleidet das Spitzenstück und ebenso die übrigen vorn am Spermatozoenkopf etwa vorhandenen Vorrichtungen, die, wie die Geissel, mit dem Eindringen des Spermatozoons in's Ei ihre Rolle ausgespielt haben; die Bewegung des Spermakerns erfolgt auf ganz andere Weise. Die vom Cytoplasma herrührenden Theile des Spermatozoons gehen also zu Grunde oder verfallen der Auflösung im Ooplasma, und fast scheint es, als ob sie für die Befruchtung des Eis von keinerlei Bedeutung wären, obwohl es nach unseren bisherigen Kenntnissen schwierig ist, über diesen Punkt etwas Bestimmtes auszusagen, und es nicht an Stimmen fehlt, welche dem Cytoplasma wie in anderer Beziehung (vgl. p. 607 und 699) so auch bei der Befruchtung demjenigen der männlichen Zelle eine grössere Bedeutung zuschreiben und etwa eine Durchdringung des

Plasmas der Eizelle mit dem der Samenzelle annehmen möchten (Carnoy und Lebrun [1897], Kulagin [1898]; man vgl. hierzu auch p. 663).

Welches sind nun die „wirksamen Bestandtheile“ der Spermatozoen? Dass der Kopf, welchen wir bei der Spermatogenese aus dem Kern hervorgehen sahen*), durch allmälige Umwandlung den Spermakern liefert, war zu erwarten und wurde bereits oben gezeigt. Weniger leicht war dagegen die Frage nach dem Schicksal des Mittelstücks zu lösen, und sie hat daher länger eine Streitfrage der Autoren gebildet. Bei Betrachtung der Spermatogenese verschiedener Thierformen sahen wir das Centrosoma in das Mittelstück übergehen und einen mehr oder weniger beträchtlichen Theil desselben liefern (Capitel V, Fig. 304, 305, 309 u. 316—318 p. 504, 514 und 525). Hier begegnen sich nun die Untersuchungen auf dem Gebiet der Spermatogenese und der Befruchtungslehre, um in recht übereinstimmender Weise die Bestätigung der schon früher gehegten Vermuthung zu liefern, dass aus dem Mittelstück des Spermatozoons bezw. aus einem Theil desselben die den Spermakern begleitenden Centrosomen hervorgehen.

An der Basis des Spermatozoenkopfes, d. h. also an der Stelle, wo das Mittelstück liegt oder doch gelegen hatte, tritt die Strahlung

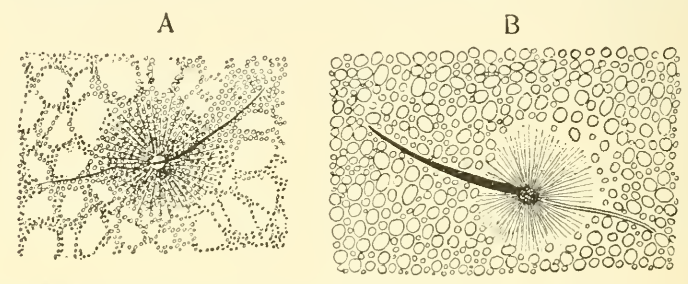


Fig. 373. Auftreten der Strahlung zwischen Kopf und Schwanz, d. h. in der Gegend des Mittelstücks, *A* von Pieris brassicae nach Henking, *B* von Amblystoma mexicanum nach R. Fick.

zuerst auf, wie wir bereits sahen (Fig. 367 u. 368); sie wurde ebensowohl wie ihre bald erfolgende Theilung am Seeigelei bereits durch die älteren Untersuchungen von O. Hertwig festgestellt. Nahm man zunächst an, dass sie vom Kern ausging, so erwies sich doch bald, dass sie nicht in ihm, sondern in einem vor ihm gelegenen Punkt centrirt sei (Fol), was wir heute durch die Rotation des Spermatozoenkopfes erklären. In Folge dieser Drehung, welche der Kopf bald nach seinem Eintritt in das Ei durchzumachen hat, war die Entscheidung der Frage über die Herkunft des Centrosomas nicht so ganz zweifellos, zumal man bei Untersuchung der Spermatogenese einiger Formen das Centrosoma an die Spitze des Kopfes verlegt hatte und in den gleichen Fehler nun auch beim Studium der Befruchtungserscheinungen verfiel. Bei solchen Formen, bei denen ausser dem langgestreckten Kopf auch der Schwanz des Spermatozoons länger erhalten bleibt, wie wir sie weiter oben (p. 639) im Axolotlei

*) Capitel V, Fig. 299—302, 303, 304, 306—308 p. 498 ff.

oder dem von Pieris kennen lernten, sieht man die Strahlung am hinteren Ende des strahlförmigen Kopfes bezw. zwischen diesem und dem Schwanz, d. h. also ganz in der Lage des Mittelstückes auftreten (Fig. 373 *A* u. *B*), welches letztere Verhalten ganz besonders überzeugend ist. Ebenfalls sehr instructiv sind diejenigen Bilder, die zwar nicht den Kopf in seiner früheren Gestalt, sondern bereits zum Spermakern umgewandelt und zwischen ihm und dem vorderen Ende des noch wohl erhaltenen Schwanzes Centrosomen und Strahlung zeigen, welches Verhalten in den Eiern der Gastropoden beobachtet wurde (Fig. 364 *A* p. 637).

Eine gewisse Schwierigkeit in der Herleitung des Centrosomas besteht darin, dass das Mittelstück vieler Spermatozoen bekanntermaassen recht umfangreich (Fig. 225, 226 u. 233 p. 399 u. 411), das Centrosoma hingegen ungleich kleiner ist. Bei unseren spermatogenetischen Betrachtungen sahen wir, dass allerdings das Centrosoma im Mittelstück niedergelegt wird, hier aber gewisse weitgehende Veränderungen erfährt oder aber, was im Allgemeinen noch wahrscheinlicher ist, von cytoplasmatischer Substanz sehr verschiedenartiger Natur umlagert wird. Den Sitz des Centrosomas in dem bei den einzelnen Spermatozoen recht different gebauten und mehr oder weniger umfangreichen Mittelstück genau festzustellen, ist an und für sich schon sehr erschwert und bisher kaum mit Sicherheit gelungen, woraus sich die Schwierigkeit von selbst ergibt, das Centrosoma des Spermakerns auf dasjenige des Spermatozoons mit völliger Gewissheit zurückzuführen (E. B. Wilson). Dagegen ist die Wahrscheinlichkeit einer solchen Zurückführung sehr gross, und in einzelnen Fällen hat man thatsächlich Mittelstück und Centrosoma für identisch erklärt und letzteres aus dem ganzen Mittelstück entstehen lassen, so R. Hertwig (1896), v. Erlanger (1898) und Doflein (1898) bei Seeigeleiern.

Es kommt übrigens hierbei viel darauf an, was man unter einem Centrosoma versteht; bekanntermaassen wird der Begriff von einigen Autoren enger, von anderen weiter gefasst; zum Theil hat man ihn offenbar auch auf das Archoplasma ausgedehnt, welches die Centrosomen umgibt, andererseits wurde wieder nicht genügend zwischen den Centrosomen und ihrem Centralkorn (dem Centriol Boveri's) unterschieden. Durch Boveri's neuere Ausführungen (1901) dürfte über die Natur der Centrosomen in so fern eine Klärung herbeigeführt sein, als nach seiner Darstellung die Sphärenstrahlen nur bis an das Centrosoma herangehen, nicht aber in dieses eindringen und also nicht bis an das Centriol heranreichen, so dass also das Centrosoma niemals einen strahligen Bau aufweist*).

Im Fall der Echinideneier bestehen übrigens in so fern Differenzen, als Wilson (1895 u. 1900) das Mittelstück bezw. den grössten Theil desselben abgeworfen werden lässt (Fig. 367 *E*) und das sehr wenig umfangreiche Centrosoma von einem ganz kleinen Theil desselben herleitet. Wilson betont übrigens in seinem Buch über die Zelle sehr ausdrücklich, dass die thatsächliche Zurückführung des im Ei auftretenden Centro-

---

*) Auch diese Ausführungen über die Natur der Centrosomen haben alsbald eine weitere Discussion hervorgerufen und nicht allseitige Anerkennung erfahren; wir verweisen z. B. auf die neuen Arbeiten von Meves (1902) über diesen Gegenstand, ohne im Einzelnen darauf eingehen zu können, da uns dies zu weit in das Gebiet der Cytologie hinein führen würde.

somas auf das im Mittelstück enthaltene bisher noch keinem Beobachter wirklich gelungen sei.

Auf die durch v. Kostanecki (1896) vertretene Auffassung, welche das Mittelstück und dessen Umwandlung im Ei in etwas anderer Weise ansieht, soll weiter unten noch eingegangen werden (p. 663).

Wir sprachen vorher von den Beeinflussungen bezw. Umwandlungen, welche das Spermatozoon von Seiten des Ooplasmas erfährt;

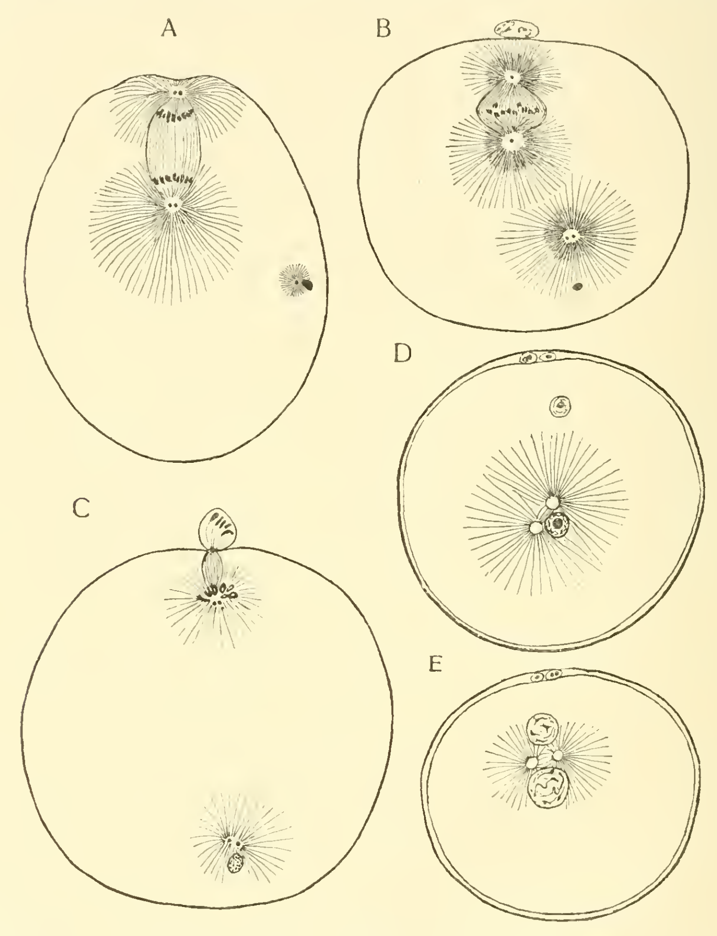


Fig. 374. Verschiedene Stadien der Befruchtung des Eis *A* u. *B* von Physa fontinalis (nach v. Kostanecki und Wierzejski), *C* von Thalassema mellita (nach Griffin), *D* u. *E* von Ophryotrocha puerilis (Original).

Der Spermakern kurz nach dem Eindringen (*A* u. *B*), in Umwandlung begriffen (*C*—*E*). In *D* u. *E* liegt der Eikern unter den Richtungskörpern.

unter diesen ist ausser der sehr beträchtlichen Veränderung des Kerns vor allen Dingen auch diejenige des Mittelstücks zu nennen, welches, soweit es cytoplasmatischen Ursprungs ist, jedenfalls der Auflösung verfällt, wie schon aus den vorstehenden Ausführungen hervorgeht, während das in ihm verborgene und hier gewissermaassen ruhende Centrosoma unter dem Einfluss des Ooplasmas zu neuer

Thätigkeit erweckt wird *); diese drückt sich alsbald darin aus, dass es zur Theilung schreitet, so dass dem Spermakern nunmehr eine doppelte Strahlung zukommt (Boveri, Wilson). Letztere begleitet den Spermakern oder, richtiger, sie schreitet ihm voran (Fig. 366 *A*, Fig. 367 *E* u. *F* und Fig. 374 *A*), denn sie bzw. das in ihrer Mitte liegende Centrosoma hat man vielfach als die Ursache der Bewegung betrachtet, während man die Bewegung des Spermakerns in diesen Stadien als eine passive und durch das Centrosoma mit seiner Strahlung veranlasste ansah. Was den letzteren Punkt betrifft, so ist es auffällig, dass die Strahlung sich des Oefteren vom Spermakern isolirt (Fig. 374 *B* und Fig. 382 *A—F* p. 669); sie schreitet voran, ohne dass der Spermakern folgt, zuweilen ist die Entfernung keine beträchtliche, so dass man noch eine Verbindung beider durch einzelne Strahlen annehmen kann (so bei Thalassema nach Griffin [1899]). Bei anderen Formen, so z. B. bei Cerebratulus, Physa, Pleurophyllidia, Limnaea (nach Coe [1899], v. Kostanecki [1902], v. Kostanecki und Wierzejski [1896], Mac. Farland [1897], Linville [1900] u. A.) kann sich die Strahlung so weit vom Spermakern entfernen (Fig. 374 *B* u. Fig. 382), dass man eine Unabhängigkeit beider angenommen und von einer zeitweisen Fortbewegung des Spermakerns durch andere Kräfte gesprochen hat (man vgl. hierzu auch p. 670 ff.).

Der Spermakern setzt seinen Weg in das Innere des Eis immer weiter fort, um sich dem Eikern zu nähern (Fig. 367, 370, 374, 381 p. 641 ff. u. 668), wobei er an Grösse zuzunehmen pflegt und jenem so ähnlich werden kann, dass sich oftmals beide kaum oder doch nur durch ihre Lage unterscheiden lassen (Fig. 366, 377, 378, 387 p. 640 ff. u. 678). Den letzten Act des Befruchtungsprocesses, nämlich die Vereinigung beider Kerne, werden wir in den folgenden Abschnitten kennen lernen.

Zunächst müssen wir noch kurz auf die Angaben eingehen, welche die Rotation des Spermatozoenkopfes und das Auftreten des Centrosomas betreffen. Die erstere wurde in ihrer Beziehung zum Erscheinen der achromatischen Substanz vor allen Dingen an den Echinodermeneiern genauer studirt (Boveri [1895], Wilson und Mathews [1895 u. 1896], v. Kostanecki [1895], Reinke [1895], Hill [1896], v. Erlanger [1898] u. A.), doch wurde diese Beobachtung auch bald an den Eiern anderer Thiere wiederholt, so dass die Rotation für eine ganze Reihe von Formen festgestellt werden konnte; wir nennen die Anneliden, Insecten, Mollusken, Tunicaten und Vertebraten bis hinauf zu den Säugethieren, woraus man schliessen darf, dass dieser Erscheinung eine grosse, wenn nicht überhaupt allgemeine Bedeutung zukommt. Das Centrosoma wird eben auf diese Weise am einfachsten in diejenige Lage gebracht, welche es auf dem weiteren Weg des Spermakerns einzunehmen hat, und in welcher es die Vorwärtsbewegung desselben offenbar am besten fördern kann (Wilson [1895], Korschelt [1895], Mead [1897], Henking [1892], v. Kostanecki u. Wierzejski [1896], Bochenek [1899], Hill [1896], Golski [1899], Rückert [1899], Fick [1893], Michaelis [1897], Sobotta [1895 und 1897] u. A.).

Was die Entstehung des Spermacentrosomas aus dem Mittelstück betrifft, so liessen schon einige der älteren Untersuchungen, ohne dass sie

*) Wenn wir hier von einem „ruhenden Centrosoma“ sprechen, so denken wir dabei besonders an seine Function als Theilungsorgan und lassen die zur Geissel und deren Bewegung vermutheten Beziehungen ausser Acht (V. Capitel: Spermatogenese p. 507).

speciell auf diesen Punkt gerichtet waren, erkennen, dass die entstehende Strahlung zwischen Kopf und Schwanz ihren Mittelpunkt hatte, so die Arbeiten von FICK und HENKING an Amphibien und Insecten (Fig. 365 *A* u. *B* p. 639). Wichtige Aufschlüsse und einen durchschlagenden Erfolg erzielten aber auch in dieser Beziehung die Untersuchungen an Echinodermeneiern, bezüglich deren wieder ausser HERTWIG die Namen von BOVERI und WILSON, sowie die oben schon angeführten Autoren zu nennen sind. Auch die älteren und neueren Untersuchungen von VEJDOVSKY, sowie die von ihm und MRÁZEK (1888—1892 u. 1898) an den Eiern von Oligochäten, speciell Rhynchelmis, verdienen in dieser Beziehung ganz besondere Erwähnung; an ähnlichen Objecten (Allolobophora) konnte K. FOOT (1897 u. 1900) den Ursprung der Strahlung auf das Mittelstück zurück führen, und entsprechend sind auch unsere Befunde an Ophryotrocha aufzufassen. Bei Mollusken wiesen v. KOSTANECKI und WIERZEJSKI für Physa (1896), sowie BOCHENEK (1899) für Aplysia die Entstehung des Centrosomas aus dem Mittelstück nach; auch LINVILLE's Darstellung für verschiedene andere Gastropoden (1900) wird man entsprechend zu deuten haben. Für die Tunicaten liegt eine Angabe von HILL (1896) über Phallusia, sowie eine solche von GOLSKI (1899) für Ciona und endlich für die Wirbelthiere besonders die schon erwähnte Beobachtung von FICK (1893) am Axolotl vor, sowie die von RÜCKERT (1899) an Pristiurus, welcher noch diejenigen von MICHAELIS (1897) an Triton und von BEHRENS (1898) am Forellenei hinzuzufügen sein würden, soweit man aus der Analogie mit entsprechenden Vorgängen zu schliessen berechtigt ist. Im letzteren Fall (bei der Forelle) sieht man in ganz ähnlicher Weise, wie es bei den Echinodermen dargestellt wird, Centrosoma und Strahlung an der Basis des in seiner Gestalt bereits modificirten Spermatozoenkopfes, und zwar nach der Eiperipherie zu gerichtet, auftreten, worauf die Rotation erfolgt und nunmehr die Strahlung dem Spermakern vorausgeht. Aus einem solchen Verhalten dieser und anderer Thierformen wird man jedenfalls mit ziemlicher Sicherheit auf die Herkunft des Centrosomas aus dem Mittelstück schliessen dürfen, welche in obiger Darstellung bereits als so gut wie feststehend angenommen wurde.

Zum Mindesten höchst auffällig ist eine Angabe, die kürzlich von HELEN KING (1901) über die Befruchtung von Bufo gemacht wurde. Nach dieser Angabe soll unmittelbar beim Eintritt des Spermatozoons in das Ei, noch bevor das Mittelstück eingedrungen ist, eine Astrophäre an der Spitze des Spermatozoons auftreten. Das ganze Spermatozoon dringt in das Ei ein, das Mittelstück geht jedoch ebenso wie der Schwanzfaden zu Grunde, es gibt keinerlei Anzeichen dafür, dass ein Centrosoma im Spermatozoon vorhanden ist. Die Sphäre bleibt in Verbindung mit dem Spermakern, theilt sich später und liefert die Pole der Furchungsspindel. Es braucht kaum gesagt zu werden, dass diese Entstehung der Spermatosphäre zu ihrem sonstigen Ursprung, wie auch zu der Spermatogenese der Amphibien, bei denen der Uebergang des Centrosomas in das Mittelstück besonders deutlich ist (Fig. 299—305 p. 498 ff.), in strengem Gegensatz steht und ihre Erklärung (will man überhaupt eine solche versuchen und die betreffenden Beobachtungen nicht besser im Sinn der bisherigen Auffassung deuten) höchstens darin finden könnte, dass vom Spermatozoön die Anregung zur Neubildung von Centrosomen im Ooplasma gegeben wurde, wie dies gewissen neueren Anschauungen entspräche (vgl. hierzu p. 664).

3. Das Verhalten der achromatischen Substanz bis zur Vereinigung der Kerne und ihre Bedeutung für die Befruchtung.

Bisher widmeten wir unsere Aufmerksamkeit fast ausschliesslich der Entstehung und dem Schicksal des Spermakerns mit den ihn auf seinem Wege begleitenden sog. achromatischen Gebilden; den Eikern konnten wir zunächst ganz ausser Acht lassen; bei unseren früheren Schilderungen der Eireifung (p. 547 u. 565) fanden wir ihn nach vollzogener Abgabe der Richtungskörper als unansehnlichen, hellen Kern nahe an der Eiperipherie liegend (Fig. 334 p. 564). Diese Lage behält er aber selten lange bei, sondern er begibt sich wieder mehr in die Tiefe (Fig. 374 *D* u. Fig. 363 *A*), welche Lageveränderung ent-

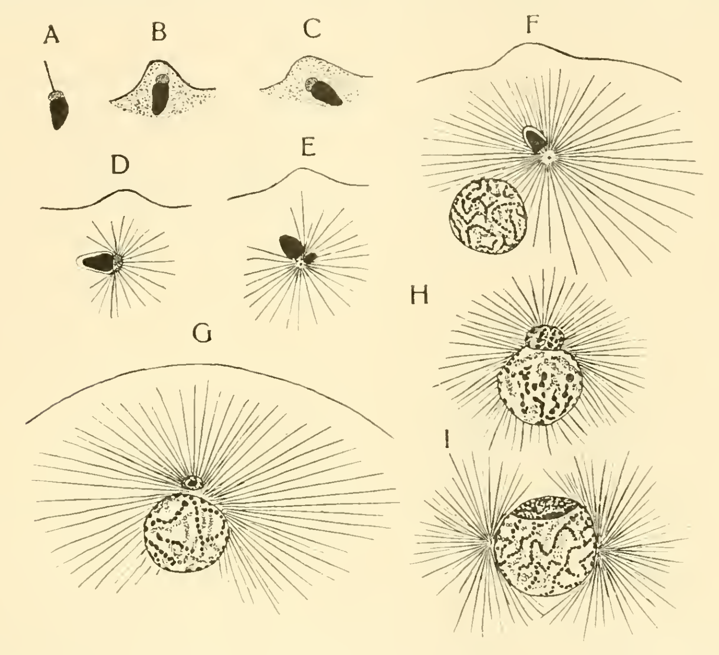


Fig. 375. Befruchtung des Eis von Toxopneustes nach Wilson (Atlas of fertilization).

A—F Eindringen des Spermatozoons und Rotation des Kopfes, *E* Abwerfen des Mittelstücks, *G—I* Annäherung und Aneinanderlegen des kleineren Sperma- und grösseren Eikerns.

weder auf Strömungen im Ooplasma oder auf die bereits vom Spermakern auf das Ooplasma geübte Einwirkung zurückzuführen ist, die wir bereits früher in Form von verschiedenartigen Umlagerungen und Structurveränderungen innerhalb des Eikörpers kennen lernten. Ein seine Bewegung vermittelndes Organ, wie wir es als Centrosomen mit Strahlungen am Spermakern fanden (Fig. 366, 374 u. 375), kommt dem Eikern im Allgemeinen nicht zu. Zwar besitzt ja die zweite Richtungsspindel wie an ihrem äußeren so auch an ihrem inneren Pol Centrosomen mit Attractionssphären*) (Fig. 374

*) Wir sprechen hier im Allgemeinen und dürfen von den Ausnahmen absehen, in denen diese Organe den Richtungsspindeln zu fehlen scheinen oder doch nicht nachgewiesen werden konnten.

B u. *C*), auch bleiben diese Gebilde wohl noch kurze Zeit am Eikern erhalten (Fig. 377), für gewöhnlich aber gehen sie schon sehr bald verloren und werden völlig zurückgebildet. Der Eikern ist also ohne Centrosomen und Strahlungen; dem Spermakern kommen diese Attribute ganz regelmässig zu und sind für ihn characteristisch. Als nöthige Consequenz hieraus ergibt sich, dass beim gewöhnlichen Verlauf der Befruchtung nur der Spermakern es ist, in Verbindung mit welchem späterhin die für die Spindelbildung nöthigen achromatischen Theile entstehen.

Der weibliche und männliche (Ei- und Sperma-)Kern haben sich einander genähert (Fig. 375 *G*), auf welche Weise und auf welchem Wege soll später noch betrachtet werden, und haben sich an einander

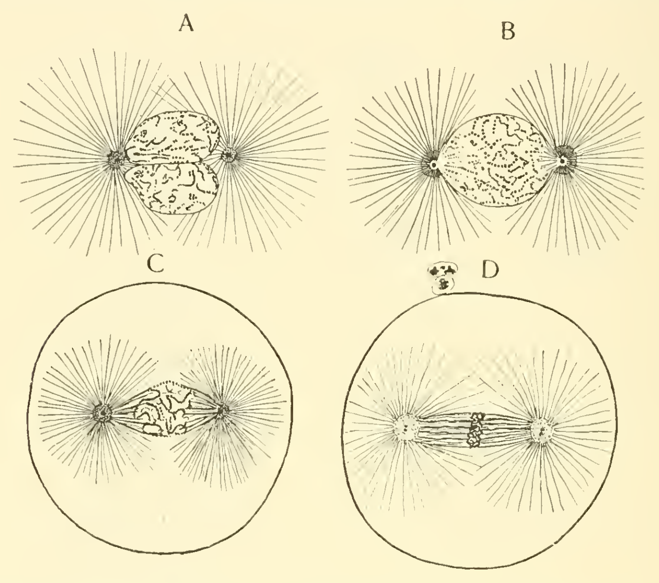


Fig. 376. Einige Stadien der Befruchtung von Thalassema mellita. Vereinigung des Ei- und Spermakerns zum ruhenden Kern und Bildung der Furchungsspindel (nach Griffin).

angelegt (Fig. 375 *H*). Die beiden Centrosomen und Centrosphären des Spermakerns, die anfangs, entsprechend ihrer Entstehung, ziemlich dicht zusammen lagen, entfernten sich von einander (Fig. 374 *D* u. *E*) und nahmen schliesslich beim Annähern der beiden Kerne diese zwischen sich (Fig. 375 *I* u. Fig. 376 *A*). Ihre Centren stellen die Mittelpunkte zweier Radiensysteme dar, die wir von der Karyokinese als Spindelpole kennen, die Spindelfasern bilden sich theils aus dem Cytoplasma, theils aus dem Kerninhalt, denn die Membranen beider Kerne sind geschwunden (Fig. 376, Fig. 378 *A*—*E*, Fig. 387 *D*—*F* p. 678, Fig. 390 *B* p. 680), und da deren chromatische Substanz sich nunmehr oder schon früher zu Chromosomen umgebildet hat, kann auch die Aequatorialplatte zur Ausbildung gelangen (Fig. 376 *C* u. *D*), kurz aus den beiden Geschlechtskernen und den achromatischen Theilen des männlichen Elements (Centrosomen), sowie auch des Ooplasmas (Attractionssphären, Radiensysteme und Spindelfasern) ist eine karyokine-

tische Figur, die erste Furchungsspindel entstanden (Fig. 376 *D*, Fig. 378 *F*).

Mit der Vereinigung der beiden Geschlechtskerne ist sozusagen der Höhepunkt des Befruchtungsvorgangs erreicht, und wir haben damit dasjenige wichtige Stadium vor uns, auf welches der ganze Process hinzielt; von nun an spielt ein Theil des Kerninhalts, nämlich die chromatische Substanz, eine wichtige Rolle, bezw. sie hat sie vor Allem in den theoretischen Betrachtungen über das Wesen der Befruchtung und Vererbung erlangt. Sie soll vorläufig noch keine Berücksichtigung finden, sondern wir widmen unsere Aufmerksamkeit zunächst im Anschluss an die bisherigen Betrachtungen den sog. achromatischen Structuren und ihren Beziehungen zu den beiden Geschlechtskernen oder der sie vereinigenden Furchungsspindel.

Den grundlegenden Untersuchungen von E. van Beneden sowie denjenigen von Boveri ist es zu danken, dass man die wichtige Bedeutung der achromatischen Substanzen und besonders der Centrosomen für den Befruchtungsvorgang kennen lernte und in einer grossen Zahl eingehender Untersuchungen an den verschiedensten Thierformen weiter verfolgte. Auf Grund dieser Arbeiten stellten wir im Vorhergehenden und am Anfang dieses Abschnitts die Vorgänge so dar, wie sie sich daraus am wahrscheinlichsten ergeben, doch liegen die Verhältnisse durchaus nicht so einfach, und im Laufe des vergangenen Jahrzehnts haben die Ansichten manche Wandlungen erfahren. Nach der von Boveri (1887—1892) vertretenen Anschauung ist nicht nur der Kern das Wesentliche, der bei der Befruchtung neu in das Ei hinein gebracht wird, sondern ausser ihm spielt auch das Centrosoma eine wichtige Rolle. Dieses Zellorgan ist in dem zur Befruchtung reifen Ei nicht vorhanden, und erst vom Spermatozoon wird es in das Ei eingeführt; hier theilt es sich und liefert dadurch die beiden Centrosomen, welche später (in der bereits geschilderten Weise, Fig. 374—376, 378, 387 u. 391 p. 678 u. 683) an die Pole der Furchungsspindel zu liegen kommen.

Nach dieser Auffassung, welche in ähnlicher Weise auf Grund seiner Untersuchungen an Anneliden auch von Vejdovsky (1888) vertreten und sodann von einer ganzen Reihe anderer Forscher aufgenommen wurde, rührt also das Wesentliche der achromatischen Structur vom männlichen Element her. Man kann nicht sagen, dass diese, auf die Beobachtung an Eiern von Seeigeln und Nematoden gestützte Anschauung, von vorn herein die grössere Wahrscheinlichkeit für sich hatte, denn da man die Richtungsspindeln in gewöhnlicher Weise mit Centrosomen und Strahlungen ausgerüstet sah, so lag nichts näher, als dass die am Eikern zurückbleibende Strahlung sich wie dieser selbst an der Bildung der Furchungsspindel betheilige. Es kommt hinzu, dass diejenigen Eier, welche sich ohne Hinzutreten eines Spermatozoons, nämlich auf parthenogenetischem Wege entwickeln, ihre Theilung auf die gleiche Weise und anscheinend mit denselben Hilfsmitteln bewerkstelligen wie die vorher befruchteten Eier (pag. 619). In diesen Fällen kann es sich also nur um die von der zweiten Richtungsspindel herrührenden oder neu, aber jedenfalls innerhalb des Eis entstandenen, Centrosomen handeln*).

*) Man vgl. hierzu die neueren Befunde über experimentelle Parthenogenese (p. 623 u. 664).

Bei dieser Sachlage und in Folge mancherlei Angaben, die für ein Bestehenbleiben der Eicentrosomen sprechen, war es erklärlich, dass Fol's Beobachtung der sog. „Centrenquadrille“ (1891), nach welcher bei der Befruchtung nicht nur eine Vereinigung der Kerne, sondern auch der Centromen stattfände, entschieden Aufsehen erregte und auch vielfach Anklang fand. Obwohl es sich hier um eine ziemlich rasch vorüber gegangene Episode handelt, die heute nur mehr von historischem Interesse ist, verdient sie schon desshalb Erwähnung, weil mehrere Forscher sie an verschiedenen Objecten ebenfalls aufgefunden zu haben glaubten, und weil nach den neueren experimentellen Forschungen ein derartiger Vorgang von vorn herein nicht als unwahrscheinlich bezeichnet werden kann (vgl. hierzu p. 664 ff.).

Fol's Angaben bezogen sich ebenfalls auf die Eier der Echiniden und bestanden im wesentlichen darin, dass nach dem Zusammenlegen des Ei- und Spermakerns die beiden, je einem derselben zugehörigen Centrosomen (also das Ei- und Spermacentrosoma) sich theilen, worauf die beiden Theilstücke um die vereinigten Kerne herumrücken, um sich mit den auf sie zukommenden Theilstücken der anderen Seite zu vereinigen und dadurch die beiden Centrosomen an den Polen der Furchungsspindel zu bilden. Diese würden also durch Vereinigung eines „männlichen“ und „weiblichen“ Centrosomas zu Stande kommen, und somit wäre in den Befruchtungserscheinungen eine schöne Harmonie der an den Kernen und den achromatischen Gebilden sich abspielenden Vorgänge herbeigeführt worden. Wie gesagt, hat es auch nicht an Bestätigungen der Fol'schen Angabe gefehlt, wir nennen die von Conklin an Crepidula (1894), van der Stricht an Amphioxus (1895), Blanc an der Forelle (1894), sowie diejenigen auf botanischem Gebiet von Guignard an Lilium (1891) und Schaffner an Alisma (1897).

Trotz dieser Uebereinstimmung bei so ganz verschiedenartigen Formen und trotzdem man den entsprechenden Vorgang sogar bei der Befruchtung der Phanerogamen nachweisen zu können glaubte, erwies sich die Darstellung Fol's als nicht haltbar, indem speciell für die von ihm untersuchten, aber auch für die anderen oben genannten Thierformen, sowie für eine ganze Anzahl anderer Objecte gezeigt wurde, dass ein solcher complicirter Vorgang der Centrosomenvereinigung in Wirklichkeit nicht stattfindet, sondern dass durch die von Boveri schon vorher vertretene Auffassung das Verhalten der Centrosomen und besonders die Art ihrer Uebertragung in das Ei richtig dargestellt worden war.

Boveri selbst zeigte in einer erneuten Untersuchung der Seeigeleier (1895), dass die Centrosomen durch Theilung des Spermacentrosomas entstehen und ein Eicentrosoma nicht vorhanden ist, zu welchem Ergebniss ganz unabhängig an demselben Object (Echinidenei) und ungefähr gleichzeitig auch Wilson und Mathews (1895) gelangt waren (Fig. 375). Die Erklärung von Fol's Befunden ist darin zu suchen, dass er es mit überfruchteten Eiern zu thun hatte. Wie sehr die Frage zur Nachprüfung reizte, geht daraus hervor, dass fast gleichzeitig noch mehrere andere Forscher (v. Kostanecki [1895], Reinke [1895] und Hill [1896]) die Seeigeleier darauf hin untersuchten und zu dem gleichen Resultat gelangten. Dasselbe wird auch durch die Arbeiten von R. Hertwig (1895 und 1896), sowie durch die von Doflein (1898) bestätigt, und ausserdem führten v. Erlanger's Untersuchungen zu demselben Ergebniss (1898).

Wie bei den Echinodermeneiern zeigte sich der Ursprung der Centro-

somen vom männlichen Element und das Fehlen derselben im Ei auch bei einer grossen Anzahl anderer Thierformen. Während bei einigen dieses Verhalten klar und deutlich ausgeprägt ist, erscheint es bei anderen viel weniger sicher, so erwecken die von verschiedenen Forschern für die Turbellarien gemachten Angaben den Eindruck, als ob die Verhältnisse auch hier so liegen möchten, wie sie für die Echinodermen geschildert wurden (v. KLINCKOWSTRÖM [1897], FRANCOTTE [1898], VAN NAME [1899] und besonders VAN DER STRICHT [1894 u. 1898]), aber wegen des weiter unten noch zu erwähnenden zeitweisen Verschwindens der Centrosomen sind diese Befunde doch nicht ganz eindeutig. Weit klarer und vielfach sogar ganz besonders deutlich ausgeprägt stellt sich der Vorgang bei verschiedenen Anneliden dar, so bei Rhynchelmis, Ophryotrocha, Chaetopterus und Thalassema (nach VEJDOVSKY [1892], KORSCHELT [1895], MEAD [1897] und GRIFFIN [1899] Fig. 374 p. 648). Dasselbe wird man auch von den Befunden von CHILD [1897] an Arenicola und COE [1899], so wie von Kostanecki [1902] an Cerebratulus sagen dürfen. Für die Nematoden, speciell Ascaris, hatte BOVERI [1888] schon früher ein solches Verhalten wahrscheinlich gemacht, was durch die Untersuchungen von KOSTANECKI und ERLANGER (1898), sowie durch die von O. MEYER (an Strongylus [1895]) volle Bestätigung fand.

Bei Cyclops sprach sich RÜCKERT (1895) sehr entschieden für die Abstammung der Centrosomen vom Spermatozoon aus, und BRAUER fand bei Branchipus (1892) die Strahlung am Spermakern auf, während sie dem Eikern fehlt; das Gleiche ist bei den von HENKING (1892) untersuchten Insecteneiern (Pieris, Agelastica, Pyrrhocoris, Lasius der Fall.

Für die Mollusken existirt ebenfalls eine grössere Anzahl von neueren Angaben über die Herkunft der Centrosomen vom Spermatozoon; zunächst ist die Untersuchung von KOSTANECKI und WIERZEJSKI (1896) an Physa zu erwähnen, weil hier die Verhältnisse besonders klar zu liegen scheinen (Fig. 364). Am Spermakern tritt schon früh ein Centrosoma mit Strahlung auf, welches sich theilt, wenn der Spermakern in das Eiinnere wandert. Während dieser Zeit und auch später ist das Oocentrosoma und seine Strahlung noch vorhanden, die sich auch dann noch findet, wenn die Richtungskörperbildung abgelaufen und der Eikern bereits bis zu einem gewissen Grade ausgebildet ist, doch beobachteten die genannten Autoren das allmälige Schwinden des Oocentrosomas und seiner Strahlung, während die Spermacentrosomen mit der übrigen bestehen bleiben und in die Furchungsspindel übergehen. Bei anderen Gastropoden scheinen die Vorgänge deutlicher zu verlaufen, wie schon aus den älteren Angaben von PLATNER (1886) zu entnehmen ist. CRAMPTON (1897) gibt für Doris und Bulla an, dass die Furchungscentrosomen vom Spermatozoon herstammen, und dies geht ebenfalls aus den Untersuchungen von BOCHENEK (1899) an Aplysia hervor. LINVILLE (1900) beschreibt für die von ihm beobachteten Formen (Limax und Limnaea), wie die in Ausbildung begriffene Furchungsspindel immer zuerst den Spermakern und niemals zugleich den Eikern einschliesst, der erst etwas später in die Spindel einbezogen wird; daraus würde der ja an und für sich schon sehr wahrscheinliche Schluss zu ziehen sein, dass die Furchungsspindel ihre Entstehung dem männlichen Elemente verdankt. Eine Sicherheit ist hier schwer zu erlangen, weil ebenso wie die Oocentrosomen auch die Spermacentrosomen schwinden, doch darf man die später wieder auftretenden Centrosomen wohl als die letzteren betrachten, die nur eine Zeit lang un-

sichtbar waren. Auch nach den Angaben von BYRNES (1899) stehen (bei Limax) die wieder auftauchenden Centrosomen und Strahlungen in näherer Beziehung zum Spermakern als zum Eikern.

Die Schwierigkeit in der Beurtheilung des Ursprungs der Spindelpole, welche ebenfalls MAC FARLAND (1897) bei seinen Untersuchungen an Pleurophyllidia kennen lernte, bezw. auch das anfänglich lange Erhaltenbleiben des Eicentrosomas dürfte die Veranlassung zu den oben erwähnten abweichenden Ergebnissen CONKLIN's gewesen sein, der bei Crepidula die Centrenquadrille FOL's bestätigen zu können glaubte, welche Auffassung übrigens später von ihm selbst einigermaassen modificirt wurde *).

Bei den Tunicaten hatte schon BOVERI (1890) für Ciona die Herkunft der Strahlung vom Spermakern festgestellt und auch JULIN für eine andere Ascidie (Styelopsis) das Schwinden der weiblichen und Bestehenbleiben der männlichen Centrosomen angegeben (1893), was durch die Beobachtungen von HILL an Phallusia (1896) bestätigt wurde. Zum gleichen Ergebniss führten die Untersuchungen von CASTLE (1896) und GOLSKI (1899) an Ciona.

Eine ganze Anzahl Beobachtungen sind an Wirbelthiereiern gemacht worden und stimmen mit denjenigen bei Wirbellosen überein, indem auch sie, und zwar oft in sehr ausgesprochener Weise, am Eikern keine, wohl aber am Spermakern Centrosomen und Strahlungen erkennen liessen. Als Ausnahme würde da allerdings die Angabe VAN DER STRICHT's für Amphioxus zu erwähnen sein, indem von ihm eine Centrenquadrille aufgefunden wurde, doch ist diese Darstellung von SOBOTTA (1897) dahin berichtigt worden, dass sich Amphioxus in dieser Beziehung ganz wie die anderen Formen verhält. Dies ist auch nach RÜCKERT's Untersuchungen bei Pristiurus der Fall (1899). Sehr klar und einleuchtend sind die Bilder, welche BEHRENS (1898) für die Befruchtung des Forelleneis gibt; sie stimmen mit den an anderen Objecten gemachten Beobachtungen und besonders auch mit denjenigen von BÖHM (1891) am Forellenei überein, so dass durch BÖHM's und BEHRENS' Untersuchung BLANC's frühere Angabe (1894) vom Auftreten der Centrenquadrille bei der Forelle ebenfalls als berichtigt angesehen werden muss, wenn auch dieser Forscher darauf bestehen blieb (1898), dass die eine der beiden Sphären dem Eikern angehört.

Für das Schwinden des Oocentrosomas und das Bestehenbleiben des Spermocentrosomas sprechen auch BÖHM's Untersuchungen an Petromyzon (1888), und das gleiche Verhalten zeigen die von RÜCKERT an Selachiern (1899). Dasselbe gilt von den bereits mehrfach erwähnten Untersuchungen von FICK am Axolotl (Fig. 365), sowie von denen, welche MICHAELIS (1897) an Triton anstellte; desgleichen zeigen OPPEL's Befunde (1892), dass auch bei den dotterreichen Eiern der Reptilien (Anguis, Tropidonotus) die Verhältnisse ganz ähnlich liegen müssen und auch für die dotterarmen Eier der Säugethiere dürfte dasselbe anzunehmen sein (SOBOTTA [1895]).

Aus der Summe der mitgetheilten Einzelangaben ist das Resultat zu ziehen, dass bei den verschiedenartigsten Thierformen in der schon weiter oben dargestellten Weise die Centrosomen und Strahlungen des Eikerns zu Grunde gehen und die Centro-

*) Hierzu ist zu bemerken, dass CONKLIN neuerdings eine Darstellung von diesem Vorgang gibt, auf welche noch zurück zu kommen sein wird (vgl. p. 658).

somen mit den Strahlungen, welche später die Pole der Furchungsspindel bilden, vom Spermatozoon in das Ei eingeführt werden (Fig. 364—375). Obwohl also in dieser Hinsicht eine weitgehende Uebereinstimmung herrscht, sind auch nach wiederholter Feststellung dieses Sachverhalts einzelne Stimmen laut geworden, welche von Neuem wieder dem Oocentrosoma eine mehr oder weniger weitgehende Betheiligung bei der Bildung der Furchungsspindel zuschrieben. Auf die Angaben von CARNOY und LEBRUN (1897), nach welchen bei Ascaris die Centrosomen der ersten Furchungsspindel von den Centrosomen beider Kerne (des Ei- und Spermakerns) abstammen, dürfte insofern kein besonderes Gewicht zu legen sein, als ihnen die positiven Angaben verschiedener Forscher (BOVERI, v. KOSTANECKI, v. ERLANGER, FÜRST [1898]) gegenüber stehen, welche an demselben Object die Centrosomen vom Spermatozoon herleiten, dagegen hat man der von WHEELER (1895 u. 1897) für Myzostoma gegebenen Darstellung stets eine grössere Beweiskraft zugesprochen.

Wie bei anderen Formen beide Centrosomen vom Spermakern, sollen sie nach WHEELER's Schilderung beide vom Eikern herkommen. Centrosoma und Sphäre der zweiten Richtungsspindel bleiben erhalten, theilen sich am ruhenden Eikern und ordnen sich dann, wenn beide Kerne an einander gelagert sind, in der Weise an, dass sie die beiden Pole der Furchungsspindel bilden. Der Vorgang verliefe somit ganz so, wie dies sonst von der Befruchtung bekannt ist, nur mit dem Unterschied, dass die Centrosomen in diesem Fall eben vom Ei und nicht vom Spermatozoon herstammen sollen.

Hierzu ist zu bemerken, dass v. KOSTANECKI in Folge seiner eigenen und der Befunde eines grossen Theils der schon früher genannten Autoren an anderen Objecten, sowie besonders auf Grund der von ihm selbst am Ei von Myzostoma vorgenommenen Untersuchungen (1898) die Deutung der von WHEELER mitgetheilten Bilder stark anzweifelt. Danach würden die von WHEELER dem Eikern zugeschriebenen Centrosomen und Sphären der späteren Stadien vielmehr dem Spermakern zugehören und da, wo sich in früheren Stadien am Eikern derartige Gebilde finden, würde es sich nach v. KOSTANECKI's Auffassung wohl um die in Rückbildung begriffenen Centrosomen und Strahlungen handeln. WHEELER konnte am Spermakern niemals eine Strahlung auffinden, da dies jedoch v. KOSTANECKI gelang und er ausserdem das Verschwinden der Strahlung des Eikerns beschreibt, so würde sich damit Myzostoma in die Reihe derjenigen Thiere einordnen, bei welchen die chromatische Substanz der Furchungsspindel vom Spermatozoon ihren Ausgang nimmt. Obwohl nun die Darstellung v. KOSTANECKI's in Folge ihrer Uebereinstimmung mit dem gewöhnlichen Verlauf des Vorgangs zweifellos die grössere Wahrscheinlichkeit für sich hat, so bleibt doch der Eindruck, als ob nach den von WHEELER gegebenen Bildern und seinen positiven Angaben die Frage noch nicht genügend entschieden sei.

Zuweilen bleiben das Eicentrosoma und seine Strahlung verhältnissmässig lange erhalten, und es wurde bereits erwähnt, dass dies in manchen Fällen zu Täuschungen hätte Veranlassung geben können, zumal dann, wenn der Spermakern bereits ziemlich in die Nähe gerückt ist. Man kennt ein solches Verhalten z. B. von Ciona (CASTLE [1896]), und wir konnten es ausnahmsweise auch bei Ophryotrocha beobachten (1895); sehr lange erhalten kann die Sphäre des Eikerns nach BLANC (1894 u. 1898) auch bei der Forelle bleiben,

und weiter kommen hier vor allen Dingen CONKLIN's Beobachtungen an Crepidula in Betracht (1901). Er findet sowohl am Eikern wie am Spermakern eine umfangreiche Sphäre (Fig. 377 *A*); beide bleiben in enger Verbindung mit den zugehörigen Kernen, wenn diese sich einander nähern und sich berühren (Fig. 377 *B*). Centrosomen waren in ihnen anfangs nicht vorhanden, jedenfalls nicht sichtbar (Fig. 377 *A*), sie treten aber nunmehr auf, d. h. innerhalb der Sphären wird je ein Centrosoma mit einer neuen, von ihm ausgehenden Strahlung sichtbar (*B*). Später weichen die neugebildeten Strahlensysteme aus einander,

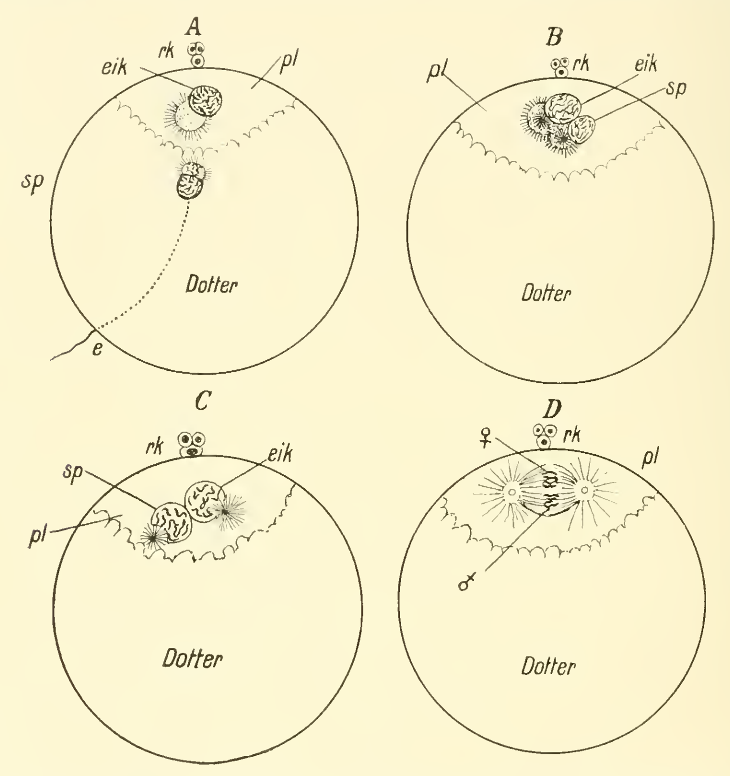


Fig. 377. Eier von Crepidula, welche das Annähern der beiden Geschlechtskerne und zugehörigen Sphären, sowie deren Vereinigung und die Bildung der ersten Furchungsspindel zeigen; etwas schematisirte Darstellung. Nach CONKLIN.

e Eintrittsstelle des Spermatozoons, *eik* Eikern, *pl* dotterfreies Ooplasma am animalen Pol, *rk* die Richtungskörper, *sp* Spermakern, ♂ männlicher, ♀ weiblicher Antheil des Chromatins in der Furchungsspindel.

um die für die Bildung der Furchungsspindel geeignete Stellung einzunehmen (Fig. 377 *C* u. *D*). Nach CONKLIN's Auffassung verschmelzen also die Sphären, und in ihnen bilden sich die Centrosomen; eine Centrenquadrille im Sinne FOL's und Vereinigung der Centrosomen findet zwar nicht statt, aber jedenfalls entstehen die letzteren nicht ausschliesslich vom Ei oder Spermatozoon aus, sondern das eine kommt von der Eisphäre, das andere von der Spermasphäre her. Das ist also, wie man sieht, immerhin eine gewisse Uebereinstimmung mit der früheren Darstellung.

Eine grosse Schwierigkeit, die Herkunft der Centrosomen und Sphären festzustellen, liegt bei vielen Objecten offenbar darin, dass die Centrosomen und besonders die zugehörigen Strahlungen zeitweise fast ganz oder völlig zurücktreten, so dass der Ursprung der später erscheinenden Strahlungen, welche die Pole der Furchungsspindel bilden, nicht mit Sicherheit zu beurtheilen ist. In einigen Fällen ist diese Schwierigkeit bedeutender, in anderen weniger gross: geht die Strahlung der Spermacentrosomen schon relativ früh verloren und verstreicht eine längere Zeit bis zum Auftreten der definitiven Centrosomen, wie dies öfter beobachtet wurde (Leptoplana, Prostheceraeus, Planocera, Arenicola, Unio, Pleurophyllidia, Limax, Limnaea u. a. nach Francotte [1898], v. Klinckowström [1897], van Name [1899], Child [1897], Lillie [1899 u. 1901], Mc. Farland [1897], Linville [1900], Byrnes [1899]), ist aber gleichzeitig auch die Strahlung des Eikerns geschwunden, so müssen die Verhältnisse schon besonders günstig liegen, um die Centrosomen der Furchungsspindel auf diejenigen des Spermakerns zurückführen zu können. Es ist daher erklärlich, dass einzelne Autoren die Centrosomen der beiden Geschlechtskerne vollständig schwinden und später von Neuem entstehen lassen (Child, Lillie); darin kann insofern nichts besonders Ungewöhnliches gefunden werden, als von verschiedenen Forschern eine Neuentstehung von Centrosomen und Attractionssphären im Cytoplasma für wahrscheinlich gehalten und auch an Geschlechtszellen (z. B. von Foot am Ei von Allolobophora und von Mead bei Chaetopterus) beschrieben wurde. Diese Neubildung stellt man sich zumeist so vor, dass sie unter Einflussnahme des Kerns in dessen Nähe erfolgt, so dass also die neu entstandenen Centrosomen und Strahlungen den beiden Geschlechtskernen anliegen (Conklin [1901], Lillie [1899 u. 1901], Smallwood [1901]. Im Allgemeinen wird man jedoch in Uebereinstimmung mit denjenigen Formen, bei denen sich ein ununterbrochenes Bestehenbleiben der Centrosomen bezw. Strahlungen feststellen liess, anzunehmen geneigt sein, dass das Schwinden der Centrosomen nur ein scheinbares ist und darauf beruht, dass sie zu gewissen Zeiten sich schwerer färben und von ihrer Umgebung nicht differenziren lassen, was an und für sich beim Zurücktreten der Strahlung sowie beim Vorhandensein solcher Granula im Ooplasma schwierig ist, die sich in ihrem Lichtbrechungsvermögen und ihrer Färbbarkeit ähnlich wie die Centrosomen selbst verhalten*).

Erfolgt das Schwinden der Centrosomen bezw. ihrer Strahlungen erst spät, so liegt der Schluss auf die engen Beziehungen der definitiven Centrosomen und Astrosphären (der Furchungsspindel) zu den Spermacentrosomen noch weit näher. Ein sehr instructives Beispiel hierfür liefert Coe in seiner Darstellung der Befruchtung von Cerebratulus. Das Oocentrosoma, und besonders dessen Strahlung, schwindet hier ziemlich spät, wenn beide Kerne sich einander bereits

*) Es liegt nicht in unserer Aufgabe, diese mehr in die Zellenlehre gehörige Frage weiter zu verfolgen, und wir verweisen desshalb auf das Buch von Wilson (II. Aufl. p. 304 ff.), wo diese und verwandte Fragen eine ausgezeichnete Behandlung gefunden haben. Hinzufügen möchten wir nur noch, dass durch die neuen Entdeckungen über die Möglichkeit der Neubildung von Centrosomen im Ei (Wilson [1901]) die Fragen ein anderes Gesicht bekommen haben, und dass sie künftighin auf diese wichtige Thatsache hin zu prüfen sein werden. Auf diese selbst haben wir noch zurück zu kommen (vgl. p. 665).

nähern; die Strahlungen der Spermacentrosomen erlangen ihre grösste Ausdehnung unmittelbar vor der Copulation der beiden Geschlechtskerne und erstrecken sich über den grössten Theil des Eis fast bis an dessen Peripherie (Fig. 378 *A* u. *B*). Erst jetzt beginnen sie sich zurückzubilden, indem die Strahlen, Attractionssphären und sogar die Centrosomen selbst schwinden (Fig. 378 *B*—*D*). Die definitiven Centrosomen und Sphären treten im Allgemeinen erst nach der vollständigen Verschmelzung der Kerne auf, ausnahmsweise aber werden sie in Form kleiner zierlicher Sterne bereits innerhalb der alten Strahlung, aber unabhängig von dieser, sichtbar (Fig. 378 *C*) und liegen dann an der Trennungsfurche beider Kerne, d. h. an derselben Stelle, wo die Spermacentrosomen verschwunden waren (Fig. 378 *A* u. *B*). Von den neuen Attractionssphären geht dann die neue, sich immer weiter erstreckende Strahlung aus (*C*—*E*), und so werden die definitiven

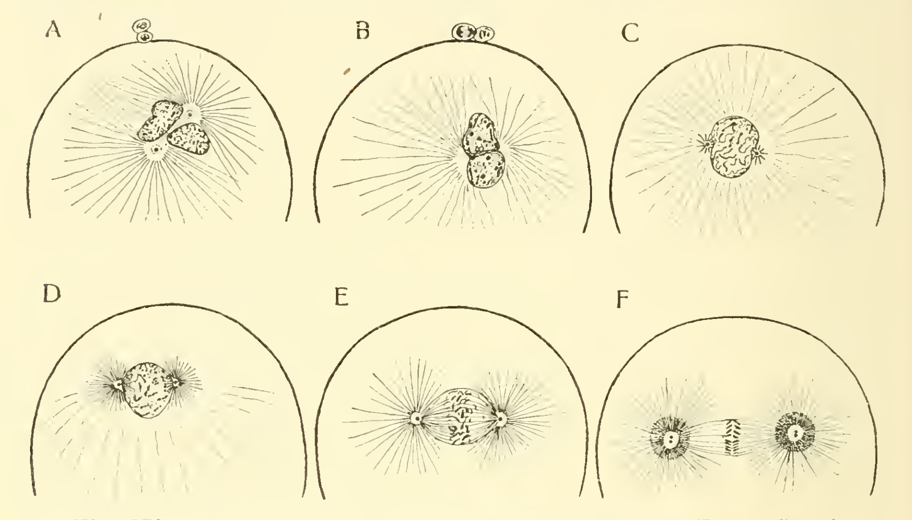


Fig. 378. Einige Stadien aus dem Befruchtungsvorgang im Ei von Cerebratulus marginatus nach Coe.
A—*C* Vereinigung des Ei- und Spermakerns; die Centrosomen und Strahlungen schwinden (*B*), und neue treten dafür auf (*C*); *D*—*F* weitere Ausbildung der neuen Strahlung und Bildung der Furchungsspindel.

Polstrahlungen der ersten Furchungsspindel gebildet (Fig. 378 *E* u. *F*).

In diesem Fall liegt also die Annahme einer Identität der Spermacentrosomen mit denen der Furchungsspindel, trotz ihres zeitweiligen Schwindens, ganz besonders nahe*). Ist die Annahme richtig, wie es doch entschieden den Anschein hat, so würde man von ihr auf jene Fälle schliessen können, in denen die Centrosomen mit ihren Strahlungen für längere Zeit unsichtbar werden, und würde auch für sie die oben schon vermuthungsweise ausgesprochene Identität der Furchungs- und Spermacentrosomen als gegeben betrachten.

Nach unserer bisherigen Kenntniss des Befruchtungsvorgangs ist

*) v. Kostanecki (1902), der diese Verhältnisse ganz neuerdings bei Cerebratulus untersuchte, tritt sehr entschieden für die Identität nicht nur der Centrosomen, sondern auch (der Hauptsache nach) der Strahlensysteme ein, die eben nur zeitweilig undeutlich werden, indem sie gewisse Modificationen erleiden.

anzunehmen, dass auch dann, wenn sich ein sicherer Nachweis für die Abstammung der Furchungscentrosomen nicht führen lässt, die grössere Wahrscheinlichkeit doch immer für die Herkunft derselben vom Spermatozoon spricht. Es würden dann nur diejenigen Fälle übrig bleiben, in welchen das Oocentrosoma persistiren und die Pole der Furchungsspindel liefern soll, wobei vor Allem der nach Wheeler's Angaben derartig verlaufende Befruchtungsprocess von Myzostoma in Betracht käme. Als von vorn herein gänzlich unwahrscheinlich lässt sich dieses Verhalten im Hinblick auf dasjenige der parthenogenetischen Eier nicht bezeichnen, da ja bei ihnen in Folge des mangelnden Hinzutritts eines Spermatozoons dieselben Theile, welche sonst von diesem geliefert werden, vom Ei selbst herkommen. Trotzdem wird man jedoch nicht besonders zu der Annahme geneigt sein, dass auch bei solchen Eiern, welche befruchtet werden, die offenbar sehr wichtige Bedeutung des Spermatozoons, einen wesentlichen Theil der achromatischen Substanz in das Ei zu bringen, auf dieses selbst übergegangen sein sollte. Auch für die Beurtheilung dieser Frage kommt die Möglichkeit der Neubildung von Centrosomen innerhalb des Ooplasmas in Betracht (Morgan [1896 und 1899], Wilson [1901]), von der noch die Rede sein wird (p. 665).

Stellen wir nun die Frage, welche Bedeutung dem Schwinden der Oocentrosomen und ihrem Ersatz durch die Spermacentrosomen bezw. dem alleinigen Bestehenbleiben der letzteren zukommt, so berühren wir damit einen wesentlichen Punkt des Befruchtungsprocesses, und zwar auch dann, wenn man das Centrosoma nur als ein „Theilungsorgan" der Zelle betrachtet und ihm keine wesentliche Bedeutung für den Befruchtungsvorgang selbst zuschreibt (A. Brauer [1892]).

Jene Frage ist von Boveri in dem Sinne beantwortet worden, dass am Schluss des Eireifungsprocesses das Centrosoma des Eis eine bedeutende Schwächung erfahren habe und in Folge dessen nicht mehr im Stande sei, die Theilungsvorgänge in Bewegung zu setzen. Während der Bildung der Richtungskörper sahen wir, dass es diese Fähigkeit noch in ganz normaler Weise besitzt; nach der Eireifung hingegen geht es allmälig zu Grunde, so dass jene Auffassung sehr berechtigt erscheint. Boveri geht davon aus, das jede der beiden Geschlechtszellen nach einer bestimmten Richtung differenzirt ist. Während in der Eizelle eine Menge Cytoplasma angehäuft ist, wird dasselbe im Spermatozoon gewöhnlich bis auf's Aeusserste reducirt; ihm ist in Folge dessen die Fähigkeit einer weiteren Theilung und Entwicklung genommen. Da aber auch die Eizelle in Folge des Fehlens der Centrosomen an sich nicht theilungs- und entwicklungsfähig ist, so hat sie ebenso wie die männliche Zelle eine Vervollständigung nöthig und erfährt dieselbe durch den Hinzutritt des mit Kern und Centrosoma versehenen Spermatozoons; durch ihre Vereinigung ergänzen also die beiden Zellen das ihnen Fehlende, und die Theilungsfähigkeit wird von Neuem erlangt. Das „Befruchtende" am Spermatozoon ist nach Boveri's Auffassung das Centrosoma.

Die hier wiedergegebene Darstellung des Befruchtungsvorgangs ist nicht allein das Resultat der Untersuchungen normal befruchteter Eier, sondern sie wird auch durch das Verhalten der Centrosomen in bestimmten Ausnahmefällen, sowie durch Versuche unterstützt, welche für die Auffassung der Centrosomen sehr wichtig sind. Hier ist zuerst Boveri's Beobachtung desjenigen Falls zu erwähnen, in welchem

am Seeigelei die Astrosphäre mit den Centrosomen dem Spermakern weit vorausging und sich mit dem Eikern verband, ohne dass nachher eine Vereinigung der beiden Geschlechtskerne stattfand. Trotz des Fehlens der letzteren trat die Theilung des Eis ein, worauf der in einer Blastomere zurückgebliebene Spermakern mit deren Kern verschmolz. Der Fortgang der Furchung scheint durch dieses abweichende Verhalten weiter nicht beeinflusst zu werden. Neue und ausgedehntere Untersuchungen von E. Teichmann (1902) haben dieses von Boveri im Jahre 1888 beschriebene Verhalten des Spermakerns und seiner Centrosomen kürzlich bestätigt. Man wird Boveri ganz Recht geben müssen, wenn er in diesem Fall das Centrosoma des Spermatozoons zweifellos als das die Theilung veranlassende und, wie er es nennt, das befruchtende Element ansieht.

Wie die Spermacentrosomen, mit dem Eikern vereinigt, die Furchung des Eis hervorrufen können, so kennt man auch Fälle, in denen nur der Spermakern mit seinen Centrosomen dies thut, bei denen also weder der Eikern noch dessen Centrosomen in Frage kommen. Es sind dies die bekannten, von O. u. R. Hertwig in Angriff genommenen, sodann besonders von Boveri mit grossem Erfolg weiter geführten und später von anderen Forschern (Morgan [1895], Ziegler [1898], Delage [1899], Winkler [1901] u. A.) bestätigten Versuche über die Furchung und Entwicklung kernloser Eistücke, denen Spermatozoen zugeführt wurden (p. 149 u. 625). Wenn dieses Verhalten auch nicht ohne Weiteres für die hier behandelte Frage beweisend ist, indem ja ausser den Centrososomen auch der Spermakern in die kernlosen Eistücke eingeführt wird, so lässt es doch immerhin beim Vergleich mit der normalen Befruchtung und der vorher erwähnten Beobachtung die Centrosomen auch hier als das für die Einleitung der Furchung Wirksame erscheinen.

Viel beweisender hierfür sind die interessanten Versuche von Boveri und Ziegler über die allein mit Hilfe der Centrosomen, d. h. unter Ausschaltung der Kerne und ihrer chromatischen Substanz, vor sich gehende Furchung. Es kann sich auch hierbei wieder nur um einzelne Parthien von Eiern handeln, und zwar waren es in dem von Boveri mitgetheilten Fall kernlose Bruchstücke von Seeigeleiern, in welche ein Spermatozoon eingedrungen war, während es Ziegler zunächst mit einem unverletzten und normal befruchteten Ei zu thun hatte. Bei diesem Ei begab sich die gesammte Kernsubstanz der beiden vereinigten Kerne in die eine Theilhälfte, während in der anderen nur das betr. Centrosoma mit der Strahlung verblieb. Auch in dieser Hälfte trat eine Furchung ein, wenn sie auch weniger regelmässig als in der kernhaltigen Hälfte verlief. Desgleichen zeigte sich in den von Boveri beobachteten Eistücken eine Fortgang der Centrosomentheilung ohne Vorhandensein der chromatischen Substanz; allerdings folgte hier keine wirkliche Zelltheilung. Diese Beobachtungen lassen jedenfalls die grosse Wichtigkeit der Centrosomen für den Beginn der Entwicklung erkennen, wenn es sich auch bei ihnen nicht um die Spermacentrosomen selbst, sondern um ihre nächsten Descendenten handelt. Wohl erscheint hier das Centrosoma nur als Theilungsorgan, aber die Thatsache bleibt jedenfalls bestehen, dass die Centrosomen des Eis die Fähigkeit zur Einleitung der Theilung nicht mehr besitzen und desshalb mit dem Befruchtungsact neue Centrosomen eingeführt werden, denen die Theilungsfähigkeit zu-

kommt und welche die Furchung nunmehr einleiten (man vgl. hierzu auch weiter unten p. 665).

In BOVERI's Befruchtungstheorie und den sich ihr anschliessenden Anschauungen anderer Autoren wird den Centrosomen, wie wir sahen, eine besonders grosse Bedeutung zugeschrieben; doch fehlt es auch nicht an Stimmen, welche den Centrosomen eine solche wichtige und fast beherrschende Rolle nicht zuerkennen, sondern auch und vor Allem das Cytoplasma zur Geltung bringen möchten. Eine solche Stellung nimmt z. B. VON KOSTANECKI *) auf Grund seiner Untersuchungen ein.

Den Centrosomen schreibt v. KOSTANECKI nur mehr mechanische Bedeutung zu und hält sie in Anlehnung an die besonders von M. HEIDENHAIN vertretenen Anschauungen für die „Insertionspunkte der organischen Radien"; der Hauptnachdruck würde auf die Differenzirung des Protoplasmas zu legen sein, in welchem der Sitz der bewegenden Kräfte zu suchen ist. Im Ei ist in Folge der enormen Anhäufung von Nährsubstanzen das Protoplasma zu schwach, um an dem so umfangreich gewordenen Körper der Eizelle die Theilung einzuleiten und zu vollziehen. Beim Spermatozoon ist dies nicht der Fall, sondern da es von Deutoplasma frei ist, besitzt es volle Activität. Von seinem Cytoplasma, und zwar von dem, welches im Mittelstück enthalten ist, geht die Anregung zur Theilung aus. Das Mittelstück quillt auf; indem es sich Theile des Ooplasmas assimilirt und diese Einwirkung sich weiter fortsetzt, entstehen die Attractionssphären und Strahlungen, welche sich im Ei ausbreiten und das frühere, vom Oocentrosoma ausgehende Strahlensystem zerstören, da ja das gesammte Ooplasma jetzt von dem neuen Centrum aus beeinflusst wird. Man sieht, dass diese Theorie der von BOVERI immerhin recht ähnlich ist und sich von ihr hauptsächlich, wie gesagt, darin unterscheidet, dass sie dem Cytoplasma als solchem eine grössere Bedeutung zuspricht. Von WILSON wird ihr mit Recht entgegen gehalten, dass unter Umständen das Mittelstück abgeworfen wird (Fig. 375 *E* p. 651) und anscheinend zu Grunde geht, ohne dass es von irgend welcher besonderen Bedeutung wäre; die letztere Ansicht wird in der neueren Arbeit von FOOT und STROBELL (1900) vertreten.

Es liegt in der Natur der Sache, dass auch diejenigen Autoren, welche im Centrosoma kein beständiges Zellorgan erblicken, sondern es im Ei von Neuem entstehen lassen, ihm jene weit reichende Bedeutung für den Befruchtungsvorgang, wie sie besonders BOVERI vertritt, nicht zuerkennen wollen (LILLIE [1901]).

Um die Frage nach der Bedeutung der Centrosomen und der Art ihrer Wirksamkeit bei der Befruchtung zu erschöpfen, muss noch einer von WILSON (1900) ausgeprochenen Möglichkeit gedacht werden, die an eine frühere Aeusserung BOVERI's anknüpft. Letzterer Forscher gab der Vermuthung Ausdruck, dass es möglicher Weise eine chemische Substanz sein könne, welche durch das Spermatozoon in's Ei gebracht, diesem die Entwicklungsfähigkeit verleihe. Daran, sowie an die ähnlichen Ausführungen von MEAD und die bekannten Versuche von LOEB anknüpfend, welche, eine weitgehende Entwicklung unbefruchteter Seeigeleier in Folge von Einwirkung bestimmter Reagentien kennen lehrten, wirft WILSON die Frage auf, ob nicht (abgesehen vom Spermakern) möglicher Weise das im Mittelstück des Spermatozoons gelegene Centrosoma der Träger einer specifischen chemischen

*) KOSTANECKI (1895) und besonders KOSTANECKI und WIERZEJSKI (1896).

Substanz sein könne, durch welche die Entwicklung des Eis angeregt wird, indem es sich theilt und in der bekannten Weise das Ooplasma und die Kerne beeinflusst. Man würde so nach WILSON's Meinung die Beziehungen zwischen dem Centrosoma der Spermatide, dem Mittelstück, sowie den Spermacentrosomen und denen der Furchungsspindel aufrecht erhalten können, ohne die in mancher Hinsicht schwierige Annahme von der Individualität der Centrosomen (als bleibende Zellorgane), d. h. ihrer morphologischen Persistenz, machen zu müssen.

Die Auffassung, dass die Wirkung, welche das Spermatozoon bei der Befruchtung auf das Ei ausübt, chemisch-physikalischer Natur sein könne, ist in letzter Zeit von verschiedenen Seiten geäussert worden, und zwar hauptsächlich auf Grund der Ergebnisse, zu welchen die schon mehrfach erwähnten Versuche über die Entwicklung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung chemischer Agentien oder mechanischer Beeinflussung führten (p. 66 u. 623 ff.). Die bekanntesten und erfolgreichsten derselben sind die von J. LÖB (1899—1901), welcher auf die Eier verschiedenartige Salzlösungen von differenter Stärke einwirken liess und anfangs in diesen, d. h. in den Ionen der betreffenden Metallverbindungen, das Wirksame sah, während er dies später in der Veränderung des osmotischen Druckes suchte, wie sie durch die Salzlösungen in den Eiern hervorgebracht wird. Eine ähnliche Auffassung vertritt BATAILLON (1901) auf Grund seiner Versuche, und auch die Anschauung von DELAGE (1901) ist hier zu nennen, wonach die wasserentziehende Wirkung des Spermakerns auf das Ooplasma als wichtiges Moment in Betracht käme. Nach DELAGE befindet sich das Ei kurz vor der Befruchtung gewissermaassen im Zustand eines sehr labilen Gleichgewichts und kann aus diesem durch einen geringen Anstoss heraus gebracht werden; ohne den letzteren ist es nicht entwicklungsfähig, aber der Anstoss selbst kann recht verschiedener Natur sein; eine Aenderung in der Zusammensetzung des das Ei umgebenden Mediums oder irgend eine andere Einwirkung, chemischer oder physikalischer Natur genügt unter Umständen, das Ei in die Entwicklung eintreten zu lassen. MATHEWS (1901) erzielte dies durch einen mechanischen Reiz (Schütteln der Eier) und konnte auf diese Weise aus unbefruchteten Seesterneiern Bipinnarialarven erziehen; mechanische Einflüsse waren auch schon früher angewendet worden (so von TICHOMIROW; vgl. p. 624), um unbefruchtete Eier zur Entwicklung anzuregen; von Seiten anderer Forscher geschah dies durch Anwendung von Spermaextract (H. WINKLER [1900] oder irgend welchen anderen Stoffen (R. HERTWIG, KULAGIN; vgl. p. 67). WINKLER (1901) speciell sieht auch in der Wirkung des Spermatozoons auf das Ei, wie man dies ebenfalls schon von anderer Seite angenommen hatte, eine Art von Fermentwirkung; die betreffenden Substanzen könnten in irgend welchen Parthien des Spermatozoons, etwa in dessen Mittelstück, enthalten sein, so wie dies von Seiten WILSON's vermuthet wurde. Sicher werden sie bei verschiedenen Thieren von differenter Beschaffenheit und dementsprechend auch von verschiedener Wirkung auf das Ooplasma sein (E. ZACHARIAS [1901]).

Für die Einführung einer Substanz, welche das Ooplasma durchdringt und in Folge deren das Spermatozoon eine gewisse Fermentwirkung im Ei auszuüben scheint, sprechen verschiedene Versuche, wie z. B. der von ZIEGLER (1898) ausgeführte Durchschnürungsversuch, bei welchem der Spermakern mit Centrosoma und Sphäre in die eine

Hälfte des durchschnürten Eis zu liegen kommt und diese in Folge dessen wie ein besamtes kernloses Eibruchstück sich furcht, während eine solche Furchung der anderen, den Eikern enthaltenden Eihälfte nicht erfolgt; aber auch in dieser letzteren tritt am Eikern eine Strahlung auf, und zwar wohl zweifellos unter dem Einfluss des vor der Durchschnürung in das Ei eingedrungenen Spermatozoons; es wird auch ein wiederholter Ansatz zur Theilung genommen, der jedoch nicht zur wirklichen Durchführung derselben gelangt. Letzteres war hingegen der Fall bei einem von Boveri (1897 u. 1901) unternommenen Versuch, bei welchem Eier nach der Besamung durch Schütteln in Bruchstücke zerlegt wurden und auch in denjenigen, die nichts Wahrnehmbares vom Spermatozoon, sondern nur den Eikern enthielten, Strahlungen auftraten und einige Theilungen stattfanden.

Man sieht also unter dem Einfluss des Spermatozoons im Ooplasma Centrosomen an zwei verschiedenen Stellen, nämlich in der Nähe des Spermakerns und des Eikerns, auftreten; dass sie sich neu bilden, braucht man vorläufig nicht anzunehmen, und dies ist nicht einmal wahrscheinlich, da es sich im ersteren Fall um das im Mittelstück des Spermatozoons niedergelegte Centrosoma und im anderen Fall um dasjenige der Eizelle handeln dürfte. Man hat zwar auch von dem völligen Schwinden dieser beiden und der Neubildung von Centrosomen im Ooplasma bei der Befruchtung verschiedener Thiere gesprochen, wovon bei anderer Gelegenheit (p. 659) die Rede war. Eine Neubildung von Centrosomen würde nach Morgan's (1896 u. 1899), sowie besonders nach Wilson's (1901) neuen Beobachtungen thatsächlich bei der unter dem Einfluss äusserer Agentien erfolgenden Entwicklung unbefruchteter Eier stattfinden, und zwei davon würden zur Bildung der Spindelpole bestehen bleiben (vgl. oben p. 541).

Nach der von Wilson gegebenen Darstellung ist man kaum berechtigt, an dieser Thatsache zu zweifeln, obwohl für Denjenigen, der die Centrosomen als ständige Zellorgane ansieht, die Vermuthung immer noch nahe liegt, das Oocentrosoma könne doch vielleicht eine wiederholte Theilung erfahren und dadurch zur Bildung der mehrfachen Strahlungen und in ihnen liegenden Centrosomen Veranlassung gegeben haben *).

Diese Vermuthung könnte möglicher Weise in einer ganz neuerdings mitgetheilten Angabe von Petrunkewitsch (1902) eine Stütze finden, wonach bei den parthenogenetischen Eiern von Artemia ein Centrosoma sich vom Keimbläschen, also vor der Richtungskörperbildung, loslöst und bis in die Mitte des Eikörpers rückt, wohin ihm später (nach geschehener Reifungstheilung) der Eikern folgt, um hier beim Uebergang in die Furchungsspindel seine Centrosomen zu erhalten. Diese sollen also im vorliegenden Fall bestimmt vom Oocentrosoma herrühren. Nur sieht man dabei nicht recht ein, wesshalb die frühe Lostrennung vom Kern der Oocyte erfolgt und muss eine weitere Aufklärung hierüber von der ausführlichen Arbeit erwarten.

---

*) Die gleiche Vermuthung finden wir in der soeben erschienenen Mittheilung von Meves über die Natur der Centrosomen (1902) geäussert. Gegenüber den von Morgan und Wilson gemachten Angaben über das Auftreten zahlreicher Centrosomen in den mit Salzlösungen behandelten Eiern wird die Möglichkeit oder Wahrscheinlichkeit betont, dass „durch den Reiz der Salzlösung eine Vermehrung bezw. Zerlegung der beiden Centriolen, welche die Eizelle von der letzten Theilung oder der Vermehrungsperiode übernommen hat, zu Stande kommt, und dass die zahlreichen, auf diese Weise entstandenen Centriolen sich im Cytoplasma vertheilen und sich mit Centrosomen und Strahlungen umgeben".

Abgesehen davon, ob unter dem Einfluss äusserer Agentien eine Neubildung oder nur die Theilung bereits vorhandener Centrosomen stattfindet, ist der Effect der Einwirkung jener Agentien auf das Ei ein mit demjenigen der Befruchtung sehr übereinstimmender, d. h. also: das Spermatozoon übt einen ähnlichen Einfluss auf das Ei aus, wie er durch die betreffenden äusseren Agentien herbeigeführt wird. Die Vermuthung, dass sich die Vorgänge auch im Einzelnen entsprechen möchten und wenn bei der Agentieneinwirkung eine Neubildung von Centrosomen stattfindet, dies auch bei der normalen Befruchtung der Fall sein möchte, liegt desshalb nahe; doch haben wir in so fern keine Veranlassung, Letzteres anzunehmen, als sich bei der Spermatogenese das Centrosoma bis in das Mittelstück verfolgen lässt und bei der Befruchtung im Ei an derselben Stelle wieder auftaucht. (Fig. 299—318 p. 498 ff., sowie Fig. 365 u. 367 p. 639 ff.). Nichts desto weniger ist unsere Auffassung des Befruchtungsvorgangs durch die experimentellen Untersuchungen sehr stark beeinflusst worden, wie sich schon aus dem Vorhergehenden ergibt, und wir erkannten aus ihnen, dass die Entwicklung des Eis auch bei einem von dem gewöhnlichen Verlauf der Befruchtung recht abweichenden Verhalten der Geschlechtszellen bezw. ihrer Kerne, Centrosomen etc. erfolgen kann. Die nachfolgende Tabelle soll einen Ueberblick über die Entwicklungsmöglichkeit des Eis hinsichtlich der im Ei enthaltenen Kerne und Centrosomen geben:

1) Ei mit Eikern und Spermakern + Spermacentrosoma (Normale Befruchtung p. 651),
2) Ei mit Eikern und Spermakern + Oocentrosoma (? Befruchtung bei Myzostoma p. 657),
3) Ei mit Eikern (ohne Spermakern) + Oocentrosoma (Natürliche Parthenogenese p. 619),
4) Ei mit Eikern (ohne Spermakern) + (neuen Oo-)Centrosomen (Experimentelle Parthenogenese p. 665),
5) Ei mit Eikern (ohne Spermakern) + Spermacentrosoma (Versuche von Boveri p. 661),
6) Ei (ohne Eikern) mit Spermakern + Spermacentrosoma (Merogonie. Versuche von Boveri etc. p. 662),
7) Ei (ohne Eikern) mit Spermakern + Oocentrosomen (ein Versuch, der unseres Wissens noch nicht angestellt wurde, jedoch bei einer zufälligen Abtrennung des Spermacentrosomas vom Spermakern unter Annahme einer Vertheilung der Oocentrosomen oder einer Neubildung von Centrosomen im Ooplasma denkbar ist und ausführbar sein dürfte).

Zu dieser Liste ist noch zu bemerken, dass nach dem jetzigen Stand der Kenntnisse vom Verhalten der Centrosomen im Ei vielleicht doch auch der Fall des Persistirens vom Spermacentrosoma und Oocentrosoma von vorn herein nicht als so ganz unwahrscheinlich anzusehen ist, und falls er wirklich vorkäme, wenn auch nicht gerade in der Form von Fol's Centrenquadrille, so würde an die Spitze der Liste zu stellen sein:

Ei mit Eikern und Spermakern + Oo- und Spermacentrosoma (p. 654).

Eine andere Frage ist es, ob dieser Fall sich mit unseren Vorstellungen von der Mechanik der Zelltheilung vereinigen lässt.

4. Die Vereinigung der Geschlechtskerne und das Verhalten der chromatischen Substanz.

A. Die Bahn der Geschlechtskerne bis zu ihrer Vereinigung. Beziehungen zum Eikörper.

Den Untersuchungen der letzten Jahre folgend sind wir genöthigt, der achromatischen Substanz eine grössere Bedeutung für den Befruchtungsprocess zuzuschreiben, als man dies bis dahin annahm; wir sahen die achromatische Substanz der Hauptsache nach nur von einer der beiden Geschlechtszellen (dem Spermatozoon) ausgehen und sie einen grossen Einfluss auf den Eikörper gewinnen. Die beiden Geschlechtskerne mussten wir dabei zunächst ausser Acht lassen und erwähnten bezüglich ihrer nur kurz, dass sie sich zur Bildung der Furchungsspindel an einander legten. Es ist von Interesse, auf welchem Weg und durch welche Mittel die Annäherung der Kerne zu Stande kommt, wobei freilich sogleich vorausgeschickt werden muss, dass sich in dieser Beziehung bisher noch wenig genaue Regeln aufstellen liessen: der Grund hierfür liegt darin, dass bezüglich des Weges der beiden Vorkerne starke Variationen bestehen, und dass ausserdem noch verhältnissmässig wenige wirklich verlässliche und möglichst lückenlose Beobachtungen vom Eindringen des Spermatozoons bis zur Vereinigung des Spermakerns mit dem Eikern, sowie über das Verhalten des letzteren bis dahin vorhanden sind.

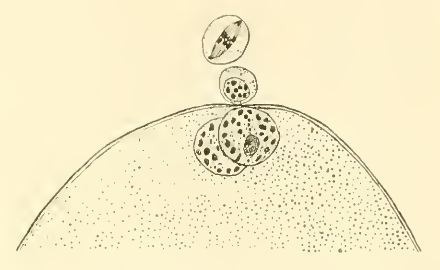


Fig. 379. Animaler Pol des Eis von Pleurophyllidia californica mit dem Ei- und Spermakern, darüber der zweite Richtungskörper mit ruhendem Kern und der erste Richtungskörper, dessen Kern sich in mitotischer Theilung befindet (nach Mac Farland).

Für den Weg, welchen der Spermakern im Ei einschlägt, ist der Punkt von Bedeutung, an dem das Spermatozoon eindrang. Dieser Punkt ist zwar bei manchen thierischen Eiern ein bestimmter, wie wir (p. 630) sahen, variirt jedoch bei anderen beträchtlich, woraus sich von selbst eine Verschiedenheit in der Bahn des Spermakerns ergibt. Weiterhin kommt in Betracht, ob der Eikern an der Stelle seiner Entstehung, d. h. am Eirand, unter den Richtungskörpern zunächst liegen bleibt, wie dies bei gewissen Eiern (z. B. bei denen der Gastropoden, Fig. 379 u. 390 p. 680) beobachtet wurde, oder ob er sich schon sehr bald in die Tiefe begibt. Fernerhin spielt die Zeit des Eindringens eine Rolle, da der Spermakern im Fall des früheren Eindringens gewissermaassen eine Ruheperiode durchmachen muss, bis die Richtungskörper abgetrennt sind und der Eikern ausgebildet ist; der

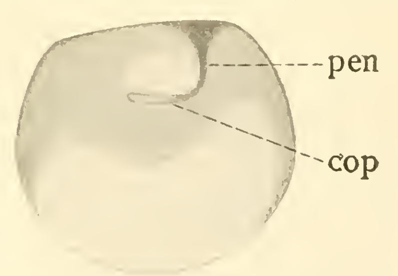


Fig. 380. Schnitt durch ein Ei von Rana fusca parallel zur ersten Furchungsebene nach Roux.

pen + *cop* Pigmentstrasse des Samenkörpers (Penetrations- und Copulationsbahn). Der untere und obere weisse Dotter erscheint hell, der braune Dotter dunkel.

Spermakern rückt zwar in diesem Falle bereits eine Strecke vor (Fig. 324, 334, 364, 370, 374, 391), verharrt dann aber so lange in seiner Stellung, bis er in Action treten kann. Durch diese und andere Momente, wie die Form und Grösse des Eis, sowie besonders auch die Menge und Vertheilung des Dotters im Ei, wird die von den beiden Kernen einzuschlagende Bahn mit bestimmt.

In einigen Fällen hat man versucht, den Weg beider Kerne und besonders denjenigen des Spermakerns möglichst genau festzustellen. Bekannt sind in dieser Beziehung vor Allem die werthvollen Beobachtungen

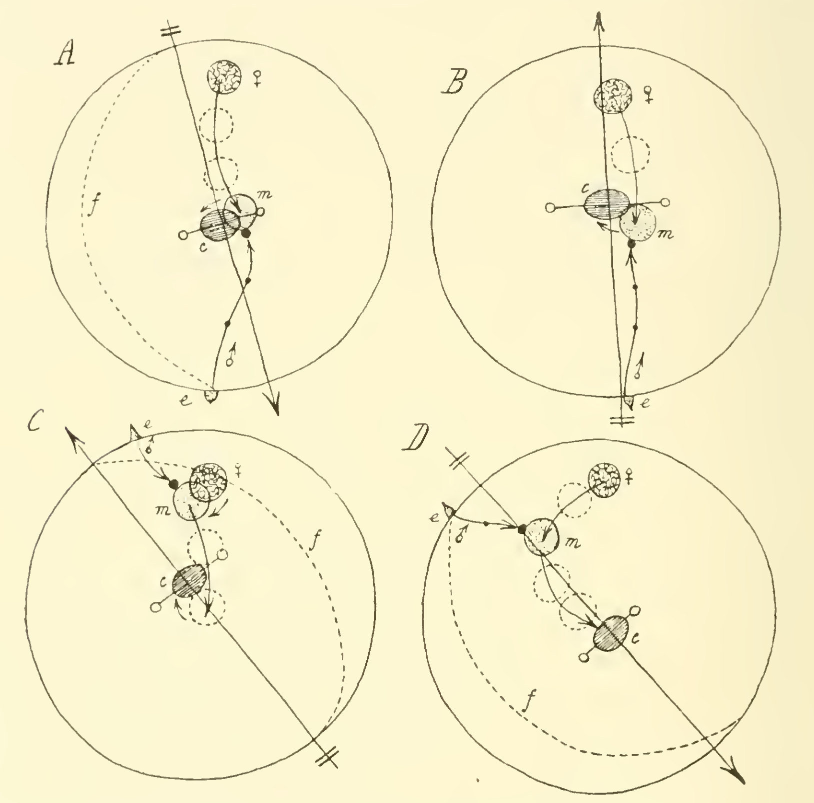


Fig. 381. Schematische Darstellung der Bahnen der Geschlechtskerne in vier verschiedenen Eiern von Toxopneustes (nach Wilson und Mathews).

Die ursprüngliche Lage des Eikerns ist durch einen Kreis mit Kernnetz (♀) angegeben, *e* Eintrittsstelle des Spermatozoons (Empfängnisshügel), *m* Vereinigungspunkt der beiden Geschlechtskerne; der Eikern ist punktirt; *c* erster Furchungskern in definitiver Lage (schraffirt); die ihn durchquerende Linie zeigt die Lage der Furchungsspindel an. Die gebogenen Pfeile geben die Richtung der Wanderung beider Geschlechtskerne an; die verschiedenen Lagen des Eikerns bei dieser Wanderung sind durch punktirte Kreislinien angedeutet. Der gerade Pfeil zeigt die Furchungsaxe; die Spitze des Pfeils ist dem Micromerenpol entgegengesetzt; die punktirte Linie *f* entspricht der ersten Furchungsebene (in *B* vertical stehend und daher mit dem geraden Pfeil zusammenfallend).

von Roux am Froschei, der eine Penetrationsbahn von einer Copulationsbahn unterscheidet und gewisse Beziehungen derselben zur Orientirung des Embryos findet. Die Penetrationsbahn führt den Spermakern (bezw. Spermatozoenkopf) in einer meist geraden Richtung, welche annähernd rechtwinklig zur Tangente der Eintrittsstelle

steht, tief in das Ei hinein; es ist dies nach Roux eine „reine Penetrationsbewegung“ in das Ooplasma, da sich noch keine directe Beziehung zum Eikern erkennen lässt (Fig. 380). Ist diese erste Strecke durchlaufen, so wird unter ziemlich schroffer Umbiegung eine zweite Verlaufsrichtung eingeschlagen, welche den Spermakern geradenwegs zum Eikern hinführt, die Copulationsbahn. Der Weg des in das Eiinnere hinabsteigenden Eikerns ist kürzer und weniger characteristisch.

An einem ganz andersartigen Object, dem Seeigelei, welches Wilson u. Mathews daraufhin sehr eingehend studirten, liess sich ebenfalls eine gewisse Differenz der Eintrittsbahn von der Copulationsbahn feststellen, wenn dies auch nicht so auffällig wie bei dem von Roux untersuchten Object hervortritt. Der vom Spermakern eingeschlagene Weg zeigt auch hier zunächst keine Beziehung zur Lage des Eikerns, sondern ist ein fast radialer; erst später erfolgt eine Wendung in der Richtung des Punktes, an welchem die Vereinigung der Kerne stattfinden soll (Fig. 381). Auf die früher besprochene Rotation des Spermatozoenkopfes im Ooplasma, mit welcher man die Knickung der Bahn, zumal bei den mit sehr langem Kopf versehenen Spermatozoen, möglicher Weise in Beziehung setzen könnte, kann sie in diesem Fall keineswegs zurückgeführt werden, da diese Drehung bereits weit früher erfolgt. Der Eikern setzt sich erst in Bewegung, wenn der Spermakern die Copulationsbahn einschlägt; in leicht gebogener Bahn, unter Ausführung geringer amöboider Formveränderungen begibt er sich zu dem Begegnungspunkt beider Kerne (Fig. 381). Die vereinigten Kerne rücken dann noch ein wenig seitlich weiter bis ungefähr in den Mittelpunkt des Eis.

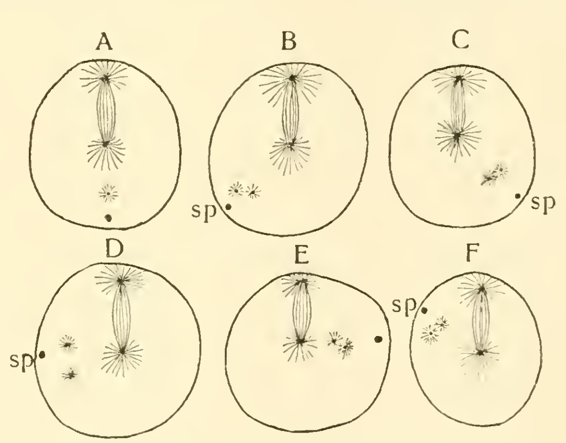


Fig. 382. Eier von *Pleurophyllidia californica* im Stadium der zweiten Richtungsspindel, um die verschiedene Lagerung des Spermakerns (*sp*) und seiner Centrosomen bezw. Sphären zu zeigen (nach Mac Farland).

Gerade Wilson's Beobachtungen am Seeigelei zeigen übrigens, wie variabel diese Verhältnisse nicht nur im Allgemeinen, sondern auch am selben Object sind, indem entsprechend dem wechselnden Eintrittspunkt des Spermatozoons die Penetrations- und Copulationsbahn von verschiedener Länge und auch der vom Eikern zurückgelegte Weg bezw. derjenige der vereinigten Kerne ein recht verschiedenartiger ist. Es geht dies am besten aus den schematischen Abbildungen (Fig. 381 *A—D*) hervor, welche Wilson u. Mathews auf Grund ihrer Untersuchung einer grösseren Anzahl Eier entwarfen.

Recht variabel erscheint der Weg und der Ort des Zusammentreffens der Geschlechtskerne, ebenfalls nach Ziegler's speciell darauf gerichteten Untersuchungen an Nematodeneiern, und zwar kann dies auch dann der Fall sein, wenn das Spermatozoon an einer bestimmten Stelle

eintritt, obwohl andererseits auch wieder eine gewisse Regelmässigkeit wahrzunehmen ist und die Vereinigung in einer bestimmten Gegend des Eis stattfindet. Gerade bei Nematodeneiern wird auch beobachtet, dass die Kerne ohne weitere Umwege auf einander zukommen, um sich zu vereinigen (Bütschli [1875 u. 1876], Ziegler [1895], v. Erlanger [1897]).

In regelmässiger Weise wird der Spermakern jedenfalls dann seinen Weg verfolgen, wenn er den Eikern direct an der Stelle der Richtungskörperbildung aufsucht, nachdem er am entgegengesetzten Eipol eingetreten ist (Fig. 360 p. 633 und Fig. 382 *A*), wie dies verschiedentlich, z. B. bei Pleurophyllidia, beobachtet wurde (Mac. Farland). Uebrigens ist auch in diesem Fall weder die Eintrittsstelle noch der Weg des Spermakerns constant, wie ein Blick auf einige der zur Beobachtung gelangten Fälle beweist (Fig. 382 *A—F*). Die beiden Geschlechtskerne treten erst, nachdem sie sich an einander gelagert haben (Fig. 379 u. 390), wieder zurück, soweit dies bei den betr. Eiern überhaupt in Betracht kommt. Aehnliche Variationen bezüglich der Penetrations- und Copulationsbahn des Spermakerns kommen auch bei vielen anderen Objecten vor; im Ganzen sind die vorhandenen Beobachtungen, wie gesagt, nicht ausreichend, um eine etwaige Gesetzmässigkeit im Verlauf der Bahnen beider Kerne zu erkennen.

Von grossem Interesse, aber schwer zu beantworten ist die Frage, auf welche Weise die Bewegung der Kerne zu Stande kommt. Es könnten active Bewegungen der Kerne sein, etwa amöboider Natur, wie man sie, wenn auch verhältnissmässig selten, an ihnen bemerkt; aber dann fehlt doch wieder die richtende Kraft, welche sie zu ihrer Vereinigungsstelle leitet. Diese könnte darin gefunden werden, dass beide Kerne eine gewisse Anziehung, vielleicht chemotactischer Natur, auf einander ausüben. Eine solche lässt sich schwer beweisen, könnte aber aus solchen Fällen entnommen werden, in denen das Spermatozoon vor oder während der Richtungskörperbildung in das Ei eintritt und sich zunächst eine Strecke weit bewegt, worauf der Spermakern jedoch in Ruhe verharrt, weil der Eikern noch nicht vorhanden und also auch nicht in der Lage ist, anziehend auf den Spermakern einzuwirken. Die Anziehung müsste eine gegenseitige sein, denn es wird ausdrücklich angegeben, wie in einigen Fällen der Spermakern auf den Eikern zu rückt und in anderen der letztere gegen den ersten hin sich bewegt (Ziegler [1895], v. Erlanger [1897]). Ebenfalls auf eine gegenseitige Anziehung führt Lillie (1901) in seiner eingehenden Untersuchung über die Organisation des Eis von Unio die Bewegung der Geschlechtskerne zurück, doch macht er ausser diesem noch einen anderen Factor dafür verantwortlich, nämlich gewisse Beziehungen dynamischer Natur zwischen den Kernen und dem Ooplasma.

In Betreff der von den Kernen ausgehenden Anziehung erscheint uns eine von Roux*) (1887) mitgetheilte Beobachtung nicht ohne Bedeutung, wenn sie auch zunächst etwas Anderes besagt. Es handelt sich darum, dass im Froschei die Pigmentstrasse des Spermakerns diesem etwas voraneilt, und zwar dann, wenn die beiden Geschlechtskerne einander schon sehr nahe gekommen sind, so dass Roux bei dieser Erscheinung an „eine gleichsam anziehende Wirkung des Eikerns auf die Pigmentsubstanz“ denkt.

Für die gegenseitige Anziehung der beiden Kerne spricht die des Oefteren zu beobachtende rasche Annäherung in möglichst gerader Linie, wie sie z. B. bei manchen Nematodeneiern vorkommt (Ziegler); auf-

*) p. 378 Ges. Abh. II. Bd. 1895 (1887).

fallend ist dabei, dass bei ganz ähnlichen Objecten diese Anziehung offenbar nicht besteht, indem nach ZIEGLER's Beobachtung im Ei von Diplogaster die beiden Kerne zunächst nahe an einander zu liegen kommen, ohne sich jedoch zu vereinigen, sondern dies erst an einer anderen, anscheinend bestimmten Stelle des Eis thun. Diesem Verhalten nicht unähnlich sieht man bei einem ganz andersartigen Object, dem Ei des Axolotls, wie sich die Bahn des Spermakerns zunächst vom Eikern entschieden wegwendet (Fig. 383) und erst in späteren Stadien beide Kerne gegen einander gerichtet werden. Eine Anziehung zwischen beiden Kernen kann also in diesen Fällen anfangs nicht vorhanden sein, obwohl der Eikern schon ausgebildet ist, sondern sie macht sich erst späterhin geltend.

Die von den Kernen auf einander ausgeübte Anziehung kann nur durch Vermittlung des Ooplasmas geschehen, und wenn man diesem, wie naturgemäss, einem Einfluss auf die Bewegung der Kerne zuschreibt, so kommen mechanische Momente verschiedener Art in Betracht. Das einfachste derselben, welches zweifellos in einigen, aber doch wohl nur seltenen Fällen eine Rolle spielt und für die Erklärung der Bewegungserscheinungen der Kerne wohl kaum eine allgemeine Bedeutung beanspruchen darf, beruht auf Strömungen des Ooplasmas, die man entweder als vorhanden voraussetzt, oder die man in einigen Fällen (wie bei den Nematodeneiern) wirklich beobachten konnte (CONKLIN [1894], ZIEGLER [1895], v. ERLANGER [1897]). Diese Strömungen sollen die beiden Geschlechtskerne zu einander oder, wenn sie vereinigt sind, an ihren definitiven Platz führen.

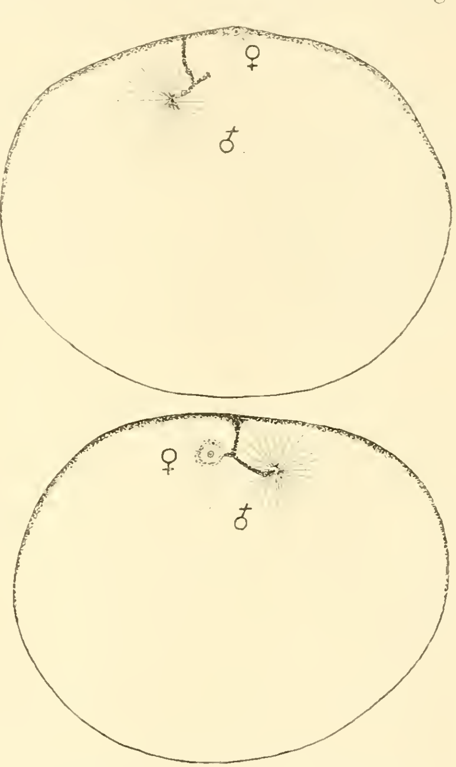


Fig. 383. Zwei Schnitte durch Eier von Amblystoma mexicanum mit der Pigmentstrasse des Spermakerns (♂) und dem Eikern (♀), beide Kerne in verschiedener Lagerung (nach R. FICK).

Eine wichtigere Rolle bei der Erklärung der Bewegungserscheinungen der Geschlechtskerne haben jene bekannten Structurveränderungen des Ooplasmas gespielt, welche wir als Strahlensysteme von den Centrosomen des Spermakerns ausgehen sehen, und von welchen man annehmen möchte, dass sie der Ausdruck eines nicht nur auf das Ooplasma selbst, sondern durch dessen Vermittlung auch auf die Kerne ausgeübten Reizes sind, welcher möglicher Weise ihre Bewegung veranlasst oder doch mit zu derselben beiträgt. Für diese Annahme sprechen diejenigen Beobachtungen, nach welchen die Be-

wegung der Kerne erst dann erfolgt, wenn die Strahlungen aufgetreten sind oder eine bestimmte Grösse erlangt haben (O. Hertwig). Zum Theil würde es sich dabei vielleicht um eine directe oder indirecte mechanische Beeinflussung der Kerne, d. h. um eine Zug- und Druckwirkung der plasmatischen Strahlen handeln, wie man sie in ähnlicher Weise bei den mitotischen Vorgängen angenommen hat. Gegen eine solche Verwerthung der Strahlungserscheinungen scheint dann wieder die Thatsache zu sprechen, dass die Bewegung der Kerne auch ohne das Vorhandensein einer Strahlung erfolgen kann, wie dies in manchen Fällen beobachtet wird (Gardiner [1898]), oder dass sie im Fall von polyspermer Befruchtung, bei welcher mehrere Spermakerne gegen den Eikern hin sich bewegen, sofort, wenn einer der Spermakerne mit dem Eikern verschmilzt, bei den anderen verzögert oder eingestellt wird (E. B. Wilson). Man ist geneigt, aus diesen und einer Reihe anderer Beobachtungen den Schluss zu ziehen, dass für die Bewegungen der Geschlechtskerne verschiedene Momente in Betracht kommen, Eigenbewegungen der Kerne sowohl wie eine zwischen ihnen wirkende Anziehung, Strömungen im Ooplasma und die in dessen strahliger Structurveränderung sich ausdrückende Einwirkung. Diese verschiedenenen Momente bezw. einige derselben können unter Umständen in ein und demselben Ei zusammen wirken, oder aber es überwiegt je nach der Structur des betr. Eis nur das eine oder andere derselben.

Es wurde bereits oben erwähnt, dass die Bewegungen der Kerne unter Umständen mit ihrer Vereinigung noch nicht abgeschlossen sind, sondern dass sie bezw. der Furchungskern sich noch eine grössere oder kleinere Strecke weiter bewegen können, um die definitive Lage einzunehmen, so beim Seeigelei nach Wilson u. Mathews (1895) und bei Ciona nach Castle (1896). Fand die Kernvereinigung an der Eiperipherie statt, so liegt die Erklärung sehr nahe, dass der Furchungskern sich in die Tiefe, d. h. an eine Stelle des Eis begibt, wo er sich von den für die Theilung in Frage kommenden Punkten des Eis in möglichst gleich weiter Entfernung befindet, und wo ihm und der mit ihm verbundenen achromatischen Substanz die Beherrschung des Theilungsvorgangs am leichtesten möglich ist. Weit weniger tritt dies hervor, wenn die Vereinigung im Eiinnern stattfand, aber auch in diesem Fall führt der Furchungskern häufig noch eine Bewegung nach bestimmter Richtung aus (Fig. 381). Er nimmt auch hier eine Lage an, welche in directer Beziehung zu der nunmehr bald erfolgenden Furchung des Eis steht. Man hat hierauf grossen Werth gelegt und sich dahin ausgesprochen, dass der Furchungskern nicht nur die Richtung der Theilung, sondern überhaupt die Polarität des Eis bestimmt oder doch bestimmen kann, welcher Satz sich wohl besser so formuliren lässt, dass der Kern diejenige Lage einnimmt, welche ihm durch die Structur des Ooplasmas gestattet wird und ihm erlaubt, auf die verschiedenen Gegenden des Eis am besten einzuwirken. Es kommt hierbei vor Allem auch die den Spermakern begleitende Strahlung in Betracht, doch ist sie jedenfalls von der Structur des Ooplasmas abhängig. Auf diese ist somit ein besonderes Gewicht zu legen, wie schon früher (p. 206) betont wurde; gleichzeitig wurde darauf hingewiesen, dass in einigen anderen Fällen das ursächliche Moment für die Entstehung der genannten Structuren im Befruchtungsact selbst gegeben sein kann.

Indem wir die Frage, ob und in wie weit die „Polarität“ des Eis durch den Kern bestimmt werden kann, an dieser Stelle nicht weiter berühren, möchten wir nur noch einiger werthvollen Untersuchungen gedenken, welche über die Beziehungen der Kerne im Ei zu dessen weiterer Differenzirung, d. h. besonders zu den Furchungsebenen, angestellt worden sind. So zeigte ZIEGLER an Nematodeneiern, dass „die Lage der sich vereinigenden Kerne darüber entscheidet, an welcher Seite die grössere Zelle (animale Zelle) des zweizelligen Stadiums und das Kopfende des entstehenden Embryos auftritt“. Die definitive Polarität wird nach ZIEGLER's Auffassung durch den Ort bestimmt, an welchem die beiden Geschlechtskerne zusammentreffen. In ganz ähnlicher Weise könnte dies auch nach

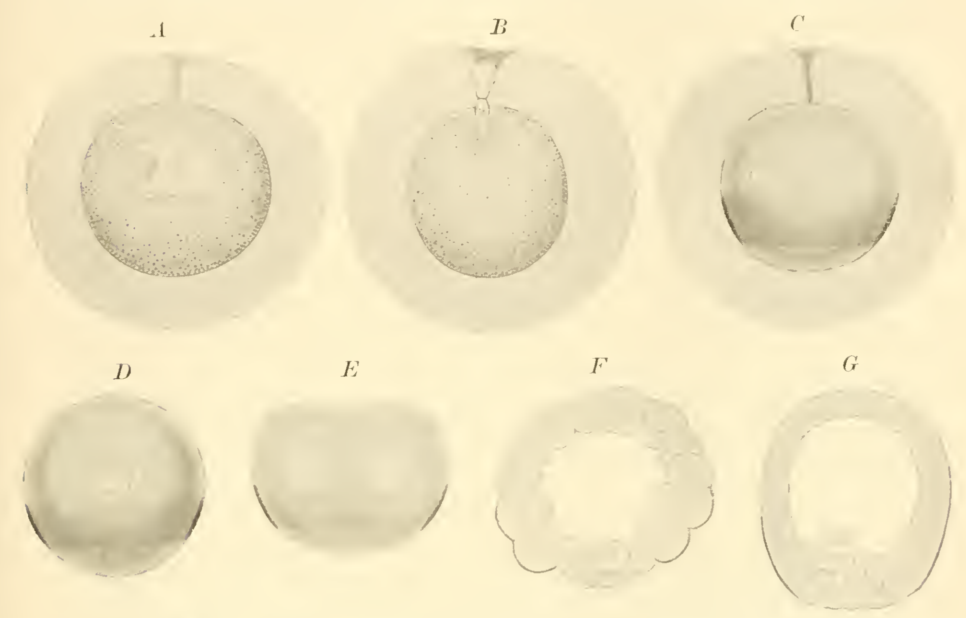


Fig. 383*. *A* Oocyte von Strongylocentrotus lividus mit Keimbläschen, Gallerthülle und Gallertcanal, *B* Richtungskörperbildung; in beiden ist das Pigment noch vertheilt; *C* Ei mit Eikern und Pigmentring, *D* Furchungskern mit den Strahlungen, *E* erste Theilung des Eis, *F* 56 zelliges Furchungsstadium, *G* Blastula mit Mesenchymbildung; auch in den beiden letzteren Figuren ist der Pigmentring noch sichtbar (nach BOVERI).

WILSON's Beobachtung am Echinidenei bis zu einem gewissen Grade der Fall sein, indem hier die Eiaxe und die Lage der ersten Furchungsebene durch den Furchungskern angegeben wird, der übrigens weder der Vereinigungsstelle beider Kerne noch dem Centrum des Eis völlig entspricht, sondern etwas excentrisch gelagert ist (Fig. 381). Die Axe des Eis, welche durch die Lage des Furchungskerns bestimmt wird und für den Verlauf der Furchung maassgebend ist, entspricht nach WILSON nicht der ursprünglichen, durch die Stelle der Richtungskörperbildung geführte Axe, sondern bildet mit dieser einen Winkel (Fig. 381). Wie wir bereits oben (p. 203) erwähnten, ist DRIESCH auf Grund gewisser Versuche über Bruchstücksfurchung zu der (auch schon von WILSON als möglich erwogenen) Anschauung gelangt, dass bei den Echiniden die Lage des ersten

Furchungskernes durch präformirte Eistructuren bestimmt werde, und er neigt sich in dem von ZIEGLER beschriebenen Falle zur gleichen Auffassung.

Die, wie gesagt, auch von WILSON ausgesprochene und von DRIESCH vertretene Auffassung, dass die Polarität des Eis von Anfang an gegeben und die Stellung des Furchungskerns durch sie bestimmt sei, wird durch BOVERI's Untersuchungen am Ei von Strongylocentrotus lividus für dieses Object zur Gewissheit erhoben. Dieses Ei gewährt, wie schon früher (p. 260 u. 262) erwähnt wurde, in zweierlei Hinsicht bereits äusserlich die Möglichkeit einer Axenbestimmung, nämlich durch die nach der Reifung auftretende Anordnung des Pigments in Form eines dem vegativen Pol genäherten Ringes (Fig. 383 * *C*) und sodann durch das Vorhandensein eines Canals in der Gallerthülle (Fig. 383 * *A*—*C*). Dieser letztere bezeichnet genau den animalen Pol; an ihm erfolgt die Abschnürung der Richtungskörper (Fig. 383 * *B*), und hier schneidet später die erste Theilungsebene ein (*E*). Auch an der noch im Ovarium befindlichen Oocyte ist die Polarität schon festzustellen, indem die Gegend des Canals der an der Eierstockswand befestigten Parthie der Oocyte entspricht, während der entgegen gesetzte (vegetative) Pol frei in das Lumen vorragt. Wahrscheinlich geht diese Structur noch weiter, d. h. bis auf die Oogonien, zurück (BOVERI).

Der in der Richtung der Axe, welche die beiden Eipole verbindet, etwas abgeplattete und wenig gegen den animalen Pol verschobene Furchungskern stellt sich so ein, dass die beiden Centren und die Spindelaxe in einer zur Eiaxe senkrechten und mit dem Pigmentring parallelen Ebene (BOVERI's karyokinetischer Ebene des Eis) liegen (Fig. 383 * *D*, *E*). Der Pigmentring bleibt noch länger erhalten und erlaubt es, die Polarität des Eis auf die Furchungsstadien, die Blastula, ja die Stadien der Mesenchymbildung und Gastrulation zu beziehen (Fig. 383 * *E*—*G*). In diesem Fall spielt also zweifellos die Eistructur die Hauptrolle, und wir wiesen früher (p. 196 ff.) bereits auf manche andere Fälle hin, in denen es sich ebenso verhält.

An dieser Stelle erwähnenswerth ist auch ein kürzlich von LILLIE (1901) beschriebenes Verhalten der „Sphärensubstanz" des Spermakerns im Ei von Unio, welche sich rechtwinklig zu der die beiden Geschlechtskerne verbindenden Linie in einer der Aequatorialebene entsprechenden Schicht ausbreitet. In diese Ebene stellt sich später die erste Furchungsspindel ein. Die erste Furchungsebene geht durch den Punkt, an welchem der Spermakern ein längeres Ruhestadium durchzumachen hatte, so dass also auch hier dessen Lage bestimmte Beziehungen zu der Theilungsebene aufweist. Auch CASTLE (1896) bringt den Spermakern zur Polarität des Eis in Beziehung, und zwar ist es hier die Eintrittsstelle des Spermatozoons, die von Wichtigkeit ist; sie ist durch eine Verstärkung der protoplasmatischen Parthie an der ventralen Hälfte gekennzeichnet und dürfte das Hinterende des Embryos bestimmen.

Aehnliche Beziehungen, wie wir sie schon weiter oben kennen lernten, fand RÜCKERT am Ei von Cyclops, doch misst er der Stellung des hier sehr umfangreichen Spermakerns besondere Bedeutung bei und lässt den kleineren Eikern sich der Lage des männlichen Kerns anpassen (Fig. 385 p. 676); nach seiner Meinung bestimmt die Stellung der Centrosomen des Spermakerns schon von vorn herein die Richtung der ersten Furchungstheilung. Endlich müssen die schon erwähnten, werthvollen und für viele dieser Untersuchungen leitend gewesenen Beobachtungen von ROUX am Froschei auch in diesem Zusammenhang besonders hervorgehoben werden. ROUX

vermochte bestimmte Beziehungen des Weges der Vorkerne zu der Theilungsebene nachzuweisen. Wie wir hörten (p. 668) unterscheidet Roux eine Penetrations- und eine Copulationsbahn des Spermakerns. Beide fallen in die gleiche Meridianebene, in welcher ungefähr auch die vom Eikern zurückgelegte Bahn liegt. Der Furchungskern stellt sich nun so ein, dass die aus ihm hervorgehende Furchungsspindel mit ihrer Längsaxe vertical zu dieser Ebene gerichtet ist, die erste Furchungsebene also mit diesem Meridian zusammenfällt. Der Eintrittsweg des Spermakerns und dessen Copulationsbahn geben also die Theilungsrichtung des Eis und mit ihr die Medianebene des künftigen Embryos an. Wenn die Copulationsbahn nicht in dieselbe Ebene mit der Penetrationsbahn fällt, wie dies vorkommt, so ist sie es, welche die erste Furchungsebene bestimmt.

Die hier mitgetheilten Angaben scheinen zum Theil für eine Einflussnahme der beiden Geschlechtskerne auf die Richtung der ersten Theilungsebene zu sprechen, während andererseits ihre eigene Lage durch die Eistructur bestimmt ist und diese als das Maassgebende erscheint. Wir kommen somit zu einem ähnlichen Ergebnisss wie bei unseren früheren Ausführungen und möchten daher bezüglich dieser und ähnlicher Verhältnisse auf die weiter oben (p. 196 ff. u. p. 672) gegebene Darstellung verweisen.

B. Das Verhalten der chromatischen Substanz bei der Befruchtung.

Wiederholt war von der Vereinigung der beiden Geschlechtskerne die Rede, ohne dass die dabei an den Kernen selbst sich abspielenden feineren Vorgänge bisher Berücksichtigung fanden. Hierbei kommt vor Allem die Structur der Kerne in Betracht. Der Eikern hat nach der vollzogenen zweiten Reifungstheilung diejenigen

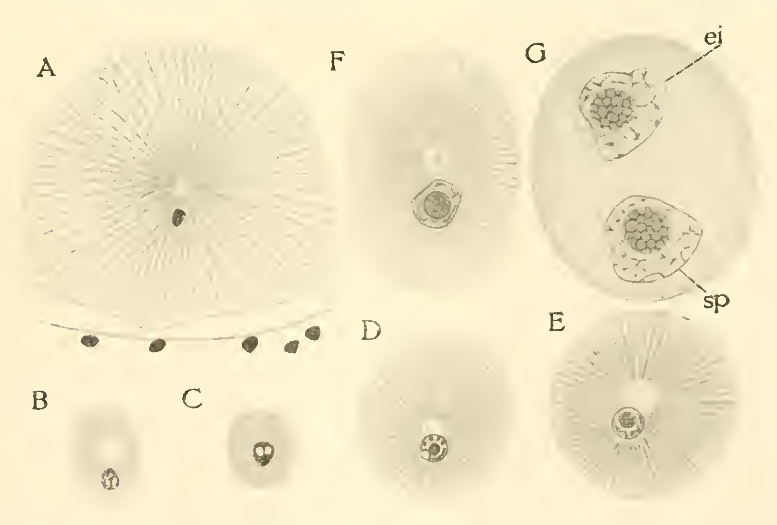


Fig. 384. Ausbildung des Spermakerns von Ophryotrocha puerilis (Original). *A* Spermakern mit Strahlung, unweit von der Eiperipherie, *B* u. *C* Auftreten der Vacuolen, *D—F* Ausbildung des chromatischen Netzwerks und der Nucleolen; bedeutende Grössenzunahme des Spermakerns (*B—G*), in *G* neben dem Spermakern (*sp*) der Eikern (*ei*).

Veränderungen durchgemacht, welche man auch sonst bei der Rückkehr zum sog. Ruhestadium am Kern ablaufen sieht; er zeigt ein chromatisches Netzwerk und ist eventuell im Besitz eines oder mehrerer Nucleolen (Fig. 374, 375 p. 648 ff., Fig. 387 p. 678 und Fig. 391 p. 683). Den Spermakern sahen wir bereits aus der compacten Chromatinmasse des Spermatozoenkopfes sich herausbilden, indem diese gewissermaassen aufquillt (Fig. 384 *A—D*). Entsprechend seiner Entstehung ist der Spermakern anfangs viel kleiner als der Eikern; noch während er sich gegen diesen hin bewegt, nimmt er allmälig an Grösse zu und erreicht schliesslich dessen Umfang (Fig. 384 *E—G*); öfters freilich ist Letzteres nicht der Fall, und der Spermakern zeichnet sich dann bis zur Vereinigung mit dem Eikern vor diesem durch eine geringere Grösse aus (Fig. 375 p. 651). Man legte diesem Verhalten früher eine grössere Bedeutung bei und war geneigt, einen bleibenden geschlechtlichen Unterschied darin zu sehen, doch ist dies nicht richtig, da bei ein und derselben Species der Spermakern klein bleiben oder zur Grösse des Eikerns heranwachsen kann. So verhält es sich nach O. Hertwig's Untersuchungen bei Asterias, wo der Spermakern die Grösse des Eikerns erlangt, wenn das Spermatozoon bereits sehr frühzeitig in das noch nicht völlig gereifte Ei eintritt und in Folge dessen eine längere Zeit bis zur Copulation mit dem Eikern verstreicht, während beim Eintreten des Spermatozoons in ein bereits gereiftes Ei der Spermakern noch sehr klein ist und sich in einem früheren Stadium seiner Entwicklung befindet, wenn er sich (schon in kurzer Zeit) mit dem Eikern vereinigt. Uebrigens gibt es auch solche Fälle, in denen der Spermakern grösser und unter Umständen sogar ganz erheblich grösser ist als der Eikern, wie man dies z. B. bei Cyclops und Rhabditis beobachtet hat (Fig. 385, Rückert [1895], v. Erlanger [1897]).

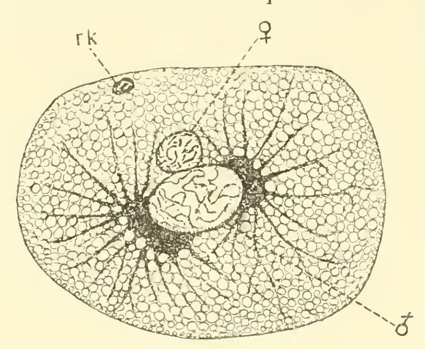


Fig. 385. Ei von Cyclops strenuus im Stadium der Berührung des Eikerns (♀) und Spermakerns (♂), letzterer mit Sphären und Strahlung (nach J. Rückert). *rk* Richtungskörper.

Was die Structur des Spermakerns anbetrifft, so kann sie derjenigen des Eikerns so ähnlich sein, dass man beide Kerne oft nicht oder höchstens durch ihre Lage zu unterscheiden vermag (Fig. 384 *G*); auch im Spermakern findet sich ein chromatisches Netzwerk mit ein oder mehreren Nucleolen (Fig. 384 *E—G*). Freilich kommt es hierbei sehr auf den Zeitpunkt an, auf welchem die Vereinigung mit dem Eikern erfolgt, indem kleinere und jüngere Spermakerne sich durch ihr dichteres Chromatingerüst von dem Eikern scharf unterscheiden können (Fig. 375 p. 651). Zuweilen scheint in der Art dieses Aufquellens des Spermakerns schon die Zahl seiner Chromosomen zum Ausdruck zu kommen (Fig. 370), indem die entsprechende Zahl bläschenförmiger Bezirke sich in ihm zu erkennen gibt (Unio nach Lillie [1901]). Der Spermakern nimmt dadurch eine ganz ähnliche Beschaffenheit an, wie wir sie bereits vom Eikern kennen

lernten, bei welchem sich durch Bestehenbleiben der Chromosomenbezirke ebenfalls eine Anzahl von Bläschen herausbildet (Fig. 335 p. 566).

Solche gelappte oder aus Bläschen bestehende Spermakerne kennt man von verschiedenen Formen (so von Physa nach v. KOSTANECKI und WIERZEJSKI [1896], Prostheceraeus nach v. KLINCKOWSTRÖM [1897], Thysanozoon nach VAN DER STRICHT [1898], Lumbricus nach FOOT und STROBELL [1900]), und neuerdings wurden sie von HALKIN (1901) und GOLDSCHMIDT (1902) in besonders characteristischen Formen bei Polystoma nachgewiesen (Fig. 386). Dort sieht man den Spermakern ganz ähnlich wie den Eikern sich in einen ruhenden Kern mit chromatischem Gerüst verwandeln (Fig. 386 *A*), an dem aber wohl gleichzeitig eine Sonde-

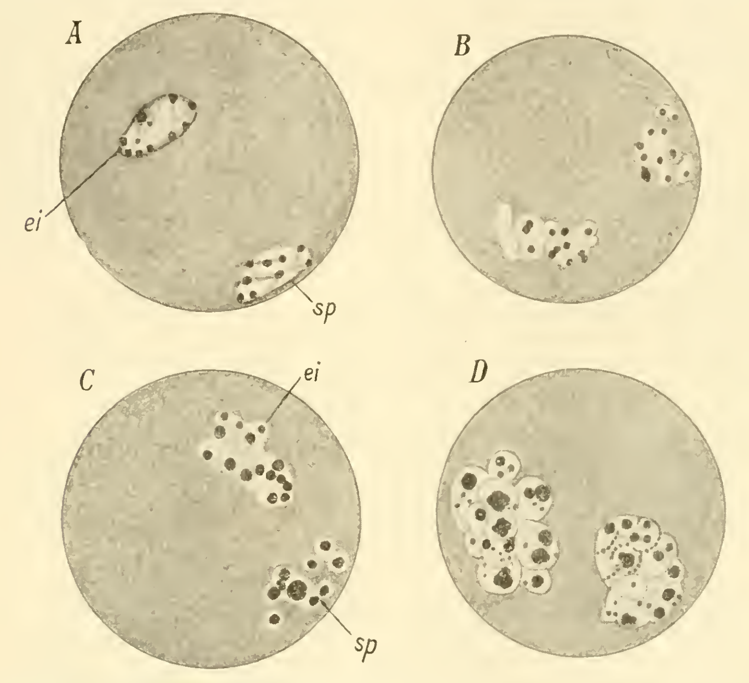


Fig. 386. Eikern (*ei*) und Spermakern (*sp*) im Ei von Polystoma integerrimum (nach HALKIN und GOLDSCHMIDT).

rung in die, wie man glaubt, den einzelnen Chromosomen entsprechenden bläschenförmigen Parthien eintritt (Fig. 386 *B*); die Kerne gewinnen hierdurch und durch das starke Hervortreten der Nucleolen eine Beschaffenheit (Fig. 386 *C* u. *D*), welche man geneigt wäre für anormal zu halten, wenn nicht ganz ähnliche Vorstadien der Karyokinese auch bei der Reifungstheilung und später bei der Furchung wieder aufträten.

Auf eine andere und schon weiter fortgeschrittene Ausbildungsstufe, welche die beiden Geschlechtskerne hinsichtlich ihrer Chromatinstructur und speciell bezgl. der Ausbildung der Chromosomen bereits vor der Vereinigung zeigen können, werden wir sogleich noch einzugehen haben.

Wenn im Vorhergehenden von der Vereinigung der beiden Geschlechtskerne gesprochen wurde, so war damit zunächst nur das Aneinander-

legen derselben gemeint, denn die Verschmelzung zu einem **einheitlichen „Furchungskern"**, wie man sie zuerst annahm (O. HERTWIG), und wie sie thatsächlich bei vielen Thieren stattfindet, tritt durchaus nicht immer ein. Verschmelzen die Kerne thatsächlich,

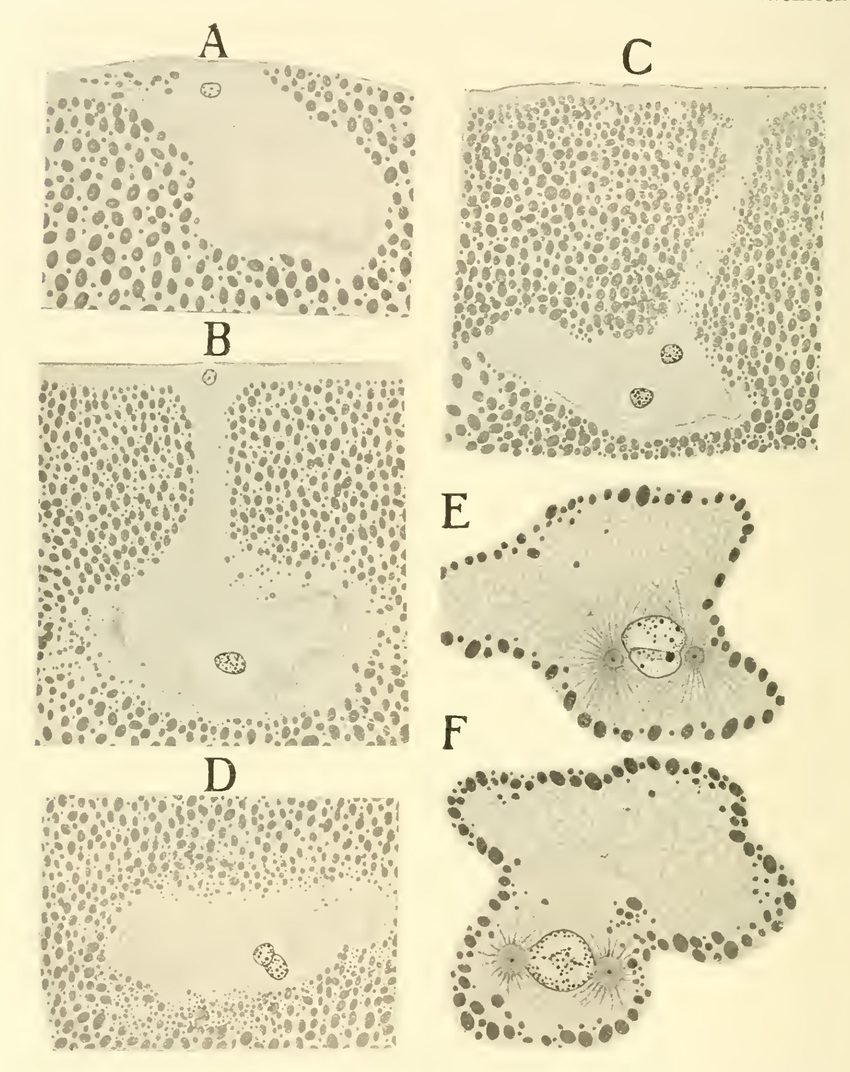


Fig. 387. Befruchtungsstadien von Petromyzon fluviatilis nach HERFORT. *A* Eikern an der Peripherie des Eis im Polplasma, *B* Eikern an der Peripherie, weiter nach innen inmitten des Polplasmas der Spermakern, *C—E* Zusammenrücken und Vereinigen des Ei- und Spermakerns, Auftreten der Strahlung, *F* Furchungskern.

so macht es einen Unterschied, ob sie gleich- oder verschiedenartig structurirt waren; in letzterem Falle erkennt man noch länger eine Abgrenzung beider (Fig. 375 *I* p. 651), während sich im ersteren Falle nach dem Schwinden der trennenden Membran eine Differenz kaum mehr feststellen lässt (Fig. 387 *D—F*, Fig. 378 p. 660 und

Fig. 376 p. 652). Ein solcher, durch die Vereinigung des Ei- und Spermakerns entstandener „ruhender“ Furchungskern, an welchem die Antheile der beiden Componenten nicht unterscheidbar sind, geht dann durch Umbildung des chromatischen Gerüstwerks in das Spiremstadium, durch das Auftreten der Chromosomen und ihre Anordnung in die Aequatorialplatte, nach vorherigem Schwinden der Kernmembran und Ausbildung der chromatischen Spindel in die Furchungsspindel über (Fig. 387, Fig. 376 u. 378 p. 652). So ungefähr, nur mit gewissen Modificationen im Einzelnen, vollzieht sich der Vorgang bei einer ganzen Anzahl genauer darauf hin untersuchter Thiere, von denen wir als Beispiele besonders die Echinodermen (O. Hertwig [1875—1878], Fol [1879], Wilson und Mathews [1895], v. Kostanecki [1895] u. A.), von Cölenteraten Tiara (Boveri [1890]), Cordylophora (Wulfert [1901]), Gonothyraea (Morgenstern [1902]), von Würmern Leptoplana, Cerebratulus, Thalassema (Francotte [1898], Coe [1899], Griffin [1899]), von Wirbelthieren Amphioxus, Petromyzon, die Forelle, Bufo (Sobotta [1897], Herfort [1899 und 1900], Behrens [1898], King [1901]) nennen. Bei anderen Formen, wie z. B. bei Triton, bildet sich zwar ein „Furchungskern“, aber dieser besitzt keine eigentliche Membran mehr, und das Chromatin befindet sich schon im Knäuelstadium (Michaelis [1897]), welches Verhalten bereits zu solchen Kernen hinüber leitet, bei denen die völlige Vereinigung (wie bei den Selachiern nach Rückert [1899]) überhaupt erst im Spiremstadium erfolgt (Fig. 389).

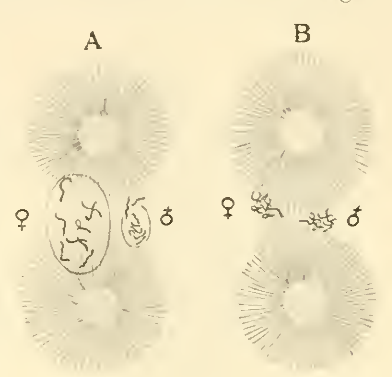


Fig. 388. Erste Furchungsspindel von Echinus microtuberculatus in Bildung begriffen. *A* Ei- und Spermakern bereiten sich getrennt zur Theilung vor; *B* beide Chromosomengruppen (♀ und ♂) sind noch getrennt in der Spindel vorhanden (nach Boveri).

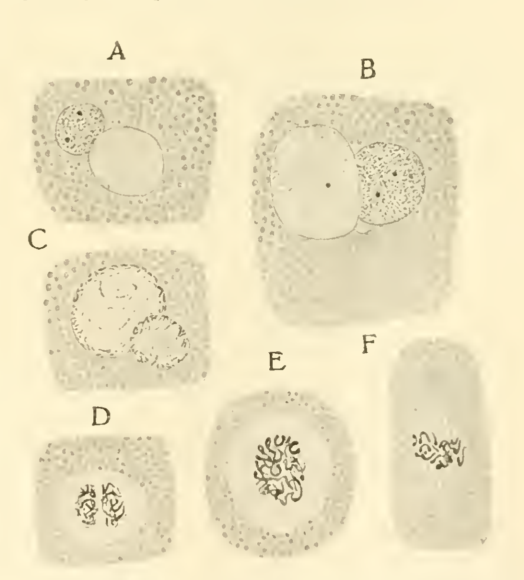


Fig. 389. *A—F* Vereinigung des Ei- und Spermakerns und Bildung der ersten Furchungsspindel von Pristiurus und Torpedo. Der Eikern ist grösser, der Spermakern kleiner und dunkler gefärbt (nach J. Rückert).

Bei der Ausbildung der Chromosomen aus dem ruhenden Furchungskern kommt unter Umständen ebenfalls eine Sonderung in eine Anzahl von Bläschen zu Stande, die der Zahl der Chromosomen entspricht und

ein ganz ähnliches Bild gibt, wie es bei der Ausbildung des Eikerns beobachtet wird (Fig. 335 p. 566, Gonothyraea nach Wulfert).

Wie erwähnt, ist der geschilderte Vorgang der Kernverschmelzung zur Bildung eines Furchungskernes durchaus nicht der allein giltige oder der am meisten verbreitete, sondern wir finden bei vielen, vielleicht sogar der grösseren Zahl der Thiere ein abweichendes Verhalten. In einigen Fällen, in denen so wie vorher beschrieben eine Verschmelzung der beiden Geschlechtskerne zu einem gemeinsamen Furchungskern erfolgt, lässt sich doch noch bis zur Ausbildung der Antheil des männlichen und weiblichen Kerns erkennen. Ausserdem wurde beobachtet, dass bei Eiern ein- und derselben Species sowohl eine vollkommene Verschmelzung der Geschlechtskerne zu einem einheitlichen Furchungskern eintreten kann, wie auch jeder der beiden Kerne für sich die zur Furchungsspindel führenden Umwandlungen durchzumachen vermag (Prostheceraeus nach v. Klinckowström [1897]). Letzteres kommt ausnahmsweise auch bei solchen Formen vor (Fig. 388 und Fig. 375 p. 651), bei denen für gewöhnlich ein Furchungskern mit chromatischem Netzwerk gebildet wird, und zwar dann, wenn aus irgend welchen Gründen eine Verzögerung der Kernvereinigung eingetreten ist (Echinus nach Boveri [1890]). Umgekehrt kommt es bei Ascaris vor, dass die Kerne in der Ausbildung der Chromosomen zurückbleiben und in Folge dessen schon früher zur Copu-

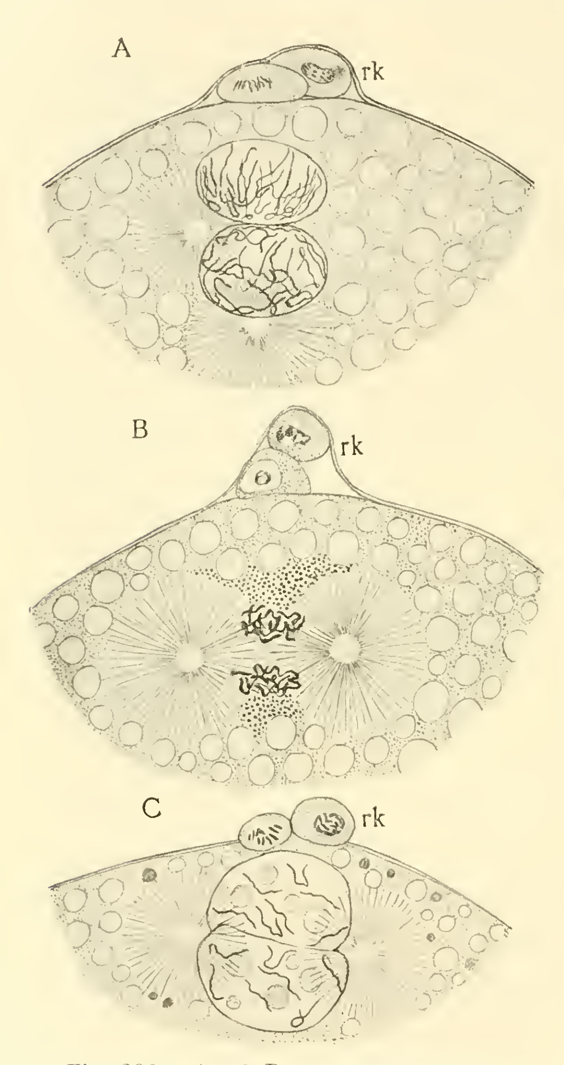


Fig. 390. *A* und *B* Ei- und Spermakern, sowie die Bildung der ersten Furchungsspindel im Ei von Pterotrachea, *C* Ei- und Spermakern von Phyllirrhoë (nach Boveri).

Der Eikern liegt näher der Peripherie unter den Richtungskörpern (*rk*); am Spermakern (*A*) die doppelte Strahlung, die in *C* bereits ihre definitive Stellung erlangte.

lation gelangen; Aehnliches wird auch noch bei anderen Formen gefunden *).

An jenes Verhalten, bei welchem zwar eine Verschmelzung der Geschlechtskerne erfolgt, aber innerhalb des Furchungskerns trotzdem beider Antheil so lange kenntlich bleibt, schliesst sich dasjenige an, bei welchem der Ei- und der Spermakern während der Vereinigung bereits in das Spiremstadium übergehen (Fig. 389 *D*), so dass nach dem Schwinden der Kernmembranen zwei Knäuel in einer gemeinsamen Kernvacuole des Ooplasmas liegen (Fig. 389 *D*). Später erfolgt dann offenbar noch eine weiter gehende Vereinigung (Fig. 389, *E*, *F*), denn es ist jetzt nur noch ein einziger Knäuel vorhanden (Selachier nach Rückert).

Hier schliesst sich dann das Verhalten derjenigen Kerne an, welche schon vor oder doch während der Vereinigung die Chromosomen zur Ausbildung bringen, wie wir dies als Ausnahme bereits von einer Form kennen lernten (Echinus, Fig. 388 *A* u. *B*), bei welcher es für gewöhnlich zur Bildung eines „ruhenden Furchungskernes“ kommt. Die Umgestaltung des chromatischen Gerüsts in die Chromosomen erfolgt in dem noch unveränderten, von der Membran umschlossenen Kern (Fig. 390 *A* u. *C*, Fig. 391 *E*—*H*). Später schwindet die Kernmembran, und die Chromosomen treten in die Aequatorialplatte der ersten Furchungsspindel ein (Fig. 390 *B*). Die Modalitäten, unter denen dies bei den einzelnen Formen geschieht, sind ziemlich verschieden; unter Umständen bleibt der Antheil beider Kerne noch eine Zeit lang (Fig. 390 *B*) oder sogar recht lange getrennt (Fig. 392—395), während in anderen Fällen schon bald eine Vermengung der Chromosomen des männlichen und weiblichen Kerns eintritt, bezw. ein Unterschied zwischen beiden nicht mehr festzustellen ist.

In der hier angedeuteten Weise ist der Befruchtungsact bei einer ganzen Anzahl von Thieren beobachtet worden, von denen wir folgende nennen, um die grosse Verbreitung des Vorgangs hervorzuheben und den Vergleich mit jenen Formen zu ziehen, bei denen ein sog. ruhender Furchungskern gebildet wird (p. 679): Mitrocoma, Aequorea (? O. Hertwig [1875—1878], Häcker [1892]), Prostheceraeus Eustylochus, Planocera (v. Klinckowström [1897], van Name [1899]), Ascaris, Sagitta (E. van Beneden [1883], Boveri [1887—1890], Carnoy [1886] u. A.). Ophryotrocha, Chaetopterus, Myzostoma (Korschelt [1895], Mead [1897], Wheeler [1895 u. 1897]), Cyclops, Branchipus (Rückert [1895], Häcker [1895], Brauer [1892]), Crepidula, Helix, Limax, Arion, Carinaria, Cymbulia, Doris, Bulla, Aplysia, Pleurophyllidia, Dreissensia, Unio und andere Mollusken (Conklin [1894 u. 1901], Garnault [1888 u. 1889], Mark [1881], Linville [1900], Platner [1886], Crampton [1897], Bochenek [1899] O. Hertwig [1875—1878], Boveri [1890], Mac Farland [1897], Meisenheimer [1900], Lillie [1898] u. A.), Ciona, Styelopsis, Phallusia (Boveri [1890), Julin [1893], Hill [1896], Golski [1899]), Ctenolabrus, Mus (Agassiz und Whitman [1889], Sobotta [1895]).

Ein Vergleich der vorstehend aufgeführten Thierformen mit den früher genannten ergibt, dass der sog. ruhende Furchungskern und

*) Boveri (1890) p. 54.

die ohne Bildung eines solchen direct in die Furchungsspindel übergehenden Vorkerne sich bei ganz nahe verwandten Formen finden, und da beide Vorgänge bei ein- und derselben Thierart vorkommen können (Boveri [1890], v. Klinckowström [1897], ausserdem aber Uebergänge zwischen den beiden Modi der Kernvereinigung bekannt geworden sind, so wird man diesen Differenzen in der Bildungsweise der Furchungsspindel keine grosse Bedeutung zuschreiben dürfen, und dies um so weniger, als auch in Fällen wirklicher Verschmelzung beider Kerne dennoch ein Getrenntbleiben der chromatischen Substanz derselben festgestellt werden konnte (Boveri, Fig. 392), worauf weiter unten noch zurück zu kommen sein wird.

Wenn Boveri (aus später noch zu erörternden Gründen) mit Recht der engeren oder weniger engen Vereinigung der Kerne, sowie der früheren oder späteren Ausbildung der Chromosomen in ihnen kein grosses Gewicht beilegt, so thut er dies doch bezüglich der Art, wie sich die Chromosomen in den Kernen und speciell im Spermakern herausbilden. Es sind hier in so fern Unterschiede vorhanden, als aus dem Chromatin des Spermatozoenkopfes zunächst Chromosomen hervorgehen können (Fig. 391 *A*, *B*), die denen in der Tochterplatte der zweiten Richtungsspindel entsprechen und wie diese zunächst in ein chromatisches Gerüstwerk übergeführt werden müssen (Fig. 391 *A—D*), während in anderen Fällen aus dem Chromatin des Spermatozoenkopfes direct dieser ruhende Kern entsteht (Fig. 384), der dann ebenso wie der andere die definitiven Chromosomen in sich zur Ausbildung bringt. Es ist in diesem Verhalten nach Boveri's Auffassung ein (im letzteren Falle) reiferer und (im ersteren Falle) unreiferer Zustand der chromatischen Elemente zu sehen, welcher mit der früher oder später eintretenden Kernvereinigung in Beziehung steht und wahrscheinlicher Weise bereits bei der Bildung der Spermatozoen, d. h. also in den späteren Stadien der Spermatogenese vorbereitet wird (1890 p. 57 ff.).

Als Typen für den verschiedenartigen Verlauf des Befruchtungsvorgangs pflegt man gewöhnlich Echinus und Ascaris einander gegenüber zu stellen. Bei der ersteren Form verschmilzt der kleine und bezüglich seines Chromatingerüsts noch wenig ausgebildete Spermakern mit dem Eikern (Fig. 375 *G—I* p. 651); erst allmälig schwindet die Abgrenzung beider, und ein anscheinend einheitliches Chromatingerüst erfüllt den Furchungskern. Anders bei Ascaris; hier enthalten die zu gleicher Grösse herangewachsenen Geschlechtskerne bereits vor der Vereinigung die Chromosomen so gut wie fertig ausgebildet (Fig. 391 *H*), und es ist ohne Weiteres ersichtlich, dass diese Form der Befruchtung die feineren Vorgänge am Chromatin, speciell auch die Herkunft der Chromosomen besser zu beurtheilen erlaubt, wesshalb wir ihr eine etwas eingehendere Betrachtung widmen müssen.

Nachdem O. Hertwig (1875—1878) den Ursprung und die Bedeutung der beiden Geschlechtskerne im Ei kennen gelehrt hatte, gebührt vor Allem E. van Beneden (1875—1883) das grosse Verdienst, die weit gehende Gesetzmässigkeit im Verhalten des Chromatins derselben erkannt zu haben. Betrachten wir kurz das Schicksal des weiblichen Kerns nach der Richtungskörperbildung und des männlichen Kerns nach dem Eindringen des Spermatozoons, so sehen wir, dass der letztere (bei Asc. meg. bivalens Boveri, O. Hertwig) zwei stäbchen- oder schleifenförmige Chromatinportionen zur Ausbildung

bringt (Fig. 391 *B*, *A*), welche der reducirten Chromosomenzahl in den Spermatiden entsprechen*); es ist dies also das nach Boveri bereits weiter oben characterisirte Verhalten, bei welchem die

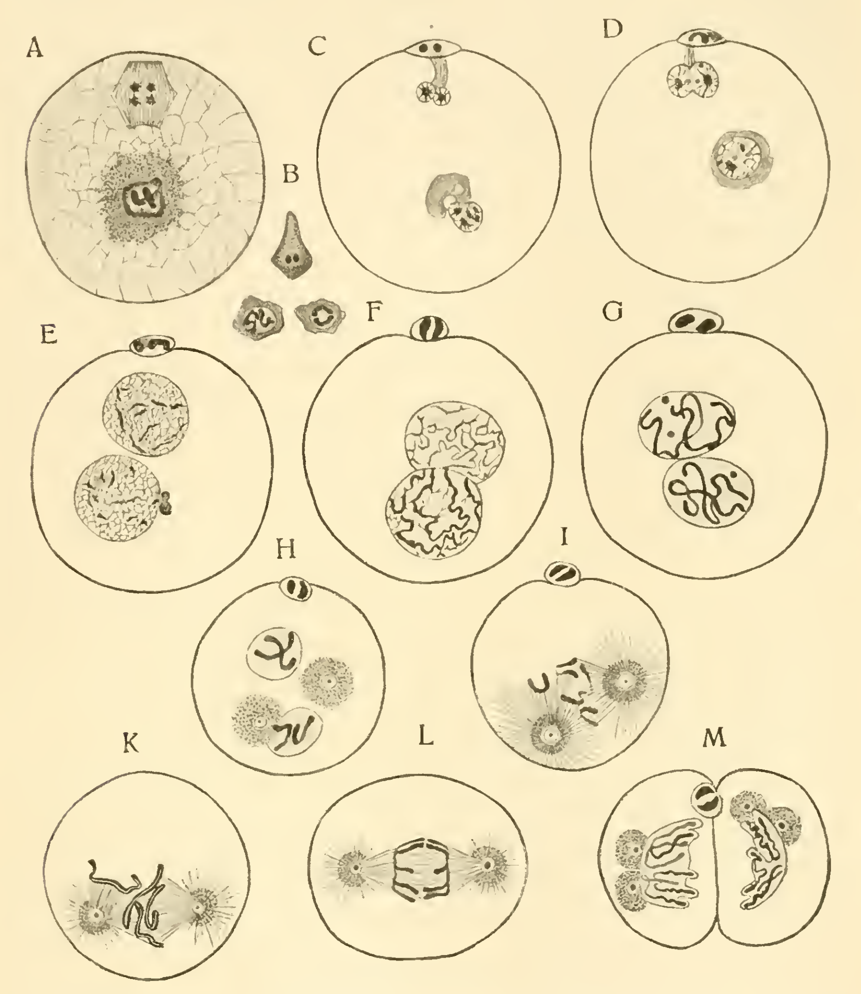


Fig. 391. Der Befruchtungsvorgang bei Asc. megalocephala bivalens (nach Boveri).

A—D Zweite Richtungsspindel, Bildung des zweiten Richtungskörpers und Ausbildung des Spermakerns, in *B* einige Stadien der letzteren für sich; *E—H* Ei- und Spermakern im Ruhestadium und in Vorbereitung zur Spindelbildung, in *H* die Centrosomen und Sphären des Spermakerns; *I* und *K* Uebergang der Centrosomen des Ei- und Spermakerns in die erste Furchungsspindel und Auftreten der Längsspaltung; *L* und *M* Vollzug der ersten Furchungstheilung, Auftreten der Centrosomen und Sphären für die nächste Theilung.

Chromatinsubstanz der männlichen Zelle sich auf einer niederen Ausbildungsstufe befindet. Allmälig wird dann die chromatische Sub-

*) Die Normalzahl beträgt in diesem Fall 4; vergl. den Abschnitt über die Samenreifung und Fig. 337 p. 568.

stanz in das Netzwerk eines ruhenden Kerns übergeführt (Fig. 391 *C*, *D*), und eine ganz ähnliche Umwandlung erfährt der (ebenfalls mit der reducirten Chromosomenzahl versehene) weibliche Kern (*A*—*D*). Da beide Kerne gleichzeitig bedeutend gewachsen sind, so liegen jetzt zwei umfangreiche „ruhende“ Kerne neben einander (Fig. 391 *E* u. *F*), in denen bald der Fadenknäuel (Spirem) und später die Chromosomen zur Ausbildung kommen. Letztere stellen sich zunächst als zwei lange Fäden dar, die sich allmälig verkürzen (*G* u. *H*), worauf die Membran beider Kerne schwindet und die vier Chromosomen nach und nach in die Aequatorialplatte einer Kernspindel einbezogen werden (Fig. 391 *I* u. *K*). Die vom männlichen und die vom weiblichen Kern stammenden Chromosomen sind einander in Grösse und Form sehr ähnlich, welche Erscheinung man auch bei anderen Objecten beobachtet hat, so dass sie sich in der Furchungsspindel (oder im Furchungskern) nicht oder höchstens durch ihre Anordnung (vgl. p. 687) noch unterscheiden lassen. In der Furchungsspindel erfahren die Chromosomen die bekannte Längsspaltung und Trennung in die beiden Tochterplatten (*L*); letztere liefern dann in bekannter Weise die Kerne der beiden ersten Furchungszellen, in welche nunmehr je zwei Spalthälften der beiden Chromosomenpaare eintreten (Fig. 391 *M*).

Bei diesem Vorgang ist das Wichtigste die von E. van Beneden festgestellte und von anderen Forschern (Boveri u. A.) bestätigte Gesetzmässigkeit der Zahl der Chromosomen, welche in jedem der beiden Geschlechtskerne in der reducirten Zahl, d. h. in der Hälfte der Normalzahl, auftreten, worauf durch die Vereinigung des Ei- und Spermakerns in der Furchungsspindel (oder im Furchungskern) die Normalzahl der Chromosomen der betreffenden Species wieder hergestellt wird. Die hierin liegende Thatsache, dass vom väterlichen und mütterlichen Thier (in der Sperma- und Eizelle) die gleiche Zahl von Chromosomen und anscheinend auch die gleiche Masse chromatischer Substanz geliefert wird, muss als eine für die Auffassung der Befruchtung höchst bedeutungsvolle bezeichnet werden. Als weitere Folge des Vorgangs kommt die ebenfalls sehr wichtige Thatsache hinzu, dass in Folge der Spaltung, welche die Chromosomen in der ersten Furchungsspindel erfuhren (Fig. 391 *K*, *L*), die gleiche Zahl von Chromosomen väterlichen und mütterlichen Ursprungs, wie sie, vom Sperma- und Eikern herstammend, in den Furchungskern übergingen, auch in die beiden Tochterzellen übertragen wird, d. h. „es erbt sich“, wie Boveri es ausdrückt, „die im Ei bestehende Combination des väterlichen und mütterlichen Chromatins auf jede der beiden Tochterzellen fort“.

Nach dieser Art der Addirung der Chromosomenzahlen, wie sie bei der Befruchtung stattfindet, muss die resultirende Normalzahl nothwendiger Weise eine gerade Zahl sein, und thatsächlich wurde sie für gewöhnlich als solche erkannt. Ausnahmsweise sind aber auch ungerade Normalzahlen beschrieben worden, so von Montgomery (1901) bei Hemipteren. Ob dies die Folge von Bastardirung solcher Formen mit ungleicher reducirter Chromosomenzahl ist, wie der genannte Autor vermuthet, ob abnorm verlaufende Mitosen oder überzählige (sog. accessorische Chromosomen, p. 599) vorliegen, ist schwer zu entscheiden; doch ist bei Beurtheilung dieser Dinge doch auch nicht ausser Acht zu lassen, welche Schwierigkeiten

einer durchaus sicheren Zählung der Chromosomen entgegen stehen, so dass Irrthümer sich nur allzu leicht einschleichen.

Die an zahlreichen Objecten von einer grossen Zahl von Forschern angestellten Untersuchungen ergaben, dass die Thatsachen, welche an einem wegen der geringen Zahl der Chromosomen und deren bedeutender Grösse besonders günstigen Object erkannt wurden, auch für die anderen Formen gelten, d. h. auch bei ihnen tritt die reducirte Chromosomenzahl in den Geschlechtskernen auf und wird durch deren Vereinigung auf die Normalzahl gebracht. Dies gilt in gleicher Weise für die Vertreter aller grösseren Abtheilungen des Thierreichs, von denen wir einige nennen: von Cölenteraten Tiara (Boveri 1890]), Plathelminthen Prostheceraeus, Thysanozoon (v. Klinckowström [1897], van der Stricht [1898]), Nemertinen, Cerebratulus (Coe [1899]), Nematoden Ascaris, Filaroides (van Beneden [1883], Boveri [1887—1890], Carnoy [1886 u. 1887], Sagitta (Boveri [1890]), Anneliden Chaetopterus, Ophryotrocha, Thalassema, Myzostoma (Mead [1897], Korschelt [1895], Griffin [1899], Wheeler [1897]), Crustaceen Branchipus, Cyclops Brauer [1892], Rückert [1895], Häcker [1895]), Insecten Pieris, Pyrrhocoris, Lasius (Henking [1892]), Mollusken Pterotrachea, Phyllirrhoë, Arion, Limax (Boveri [1890], Platner [1886], Linville [1900]), Echinodermen Echinus, Toxopneustes (Boveri [1890], Wilson [1895]), Ascidien Ciona, Styelopsis, Phallusia (Boveri [1890], Julin [1893], Hill [1896]), Vertebraten Forelle, Maus (Behrens [1898], Sobotta [1895]).

Wenn diese Beobachtungen auch der Hauptsache nach zu demselben Ergebniss führten, d. h. übereinstimmend aussagten, dass bei der Befruchtung eine Summirung der reducirten Chromosomenzahlen der Geschlechtskerne zur Normalzahl eintritt, so machen sich im Einzelnen bezüglich der Zeit des Auftretens der Chromosomen und der Art ihrer Zusammenlagerung, sowie hinsichtlich ihrer Form, Grösse und Zahl recht erhebliche Differenzen bemerkbar*), worauf als nicht besonders wesentlich hier nicht eingegangen werden soll.

Nur einen Punkt müssen wir noch berühren, da er sich ergänzend an früher Besprochenes anfügt, nämlich das Verhalten derjenigen Geschlechtskerne, welche im ruhenden Zustand verschmelzen (p. 679). Bilden diese einen einheitlichen, von achromatischem Gerüstwerk gleichmässig erfüllten Furchungskern, so wird es überhaupt schwer, wenn nicht unmöglich sein, die wieder entstehenden Chromosomen auf den Sperma- oder Eikern, d. h. auf ihren väterlichen oder mütterlichen Ursprung zurück zu führen, und man wird höchstens in Analogie mit dem Verhalten anderer Formen annehmen dürfen, dass auch hier trotz der Auflösung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen in ein Gerüstwerk eine Verschmelzung derselben nicht stattfindet, sondern ihre Individualität gewahrt bleibt.

Hierfür scheint das Verhalten solcher Kerne zu sprechen, deren Vereinigung im Spiremstadium stattfindet (Fig. 389, 390) und bei denen bis dahin eine Trennung des Chromatins beider Kerne vorhanden war, während dieselbe schon sehr bald, d. h. bereits im Knäuelstadium des Furchungskerns oder doch, wenn dessen Chromosomen zur Ausbildung gelangt sind

*) Ueber den letzteren Punkt, d. h. die Zahl der Chromosomen in den Fortpflanzungs- und Körperzellen (reducirte und Normalzahl), findet sich in Wilson's Buch über die Zelle (II. Aufl. p. 206) eine sehr übersichtliche Zusammenstellung.

(Fig. 389 *E* u. *F*) und eine einzige Gruppe bilden, nicht mehr wahrgenommen werden kann. Beweisender noch erscheint das Verhalten solcher Kerne, welche sich zwar zu einer Art ruhenden Furchungskerns vereinigen, bei welchen aber trotzdem die Substanz des Spermakerns vom Eikern getrennt bleibt, wie BOVERI dies bei Tiara und als Ausnahme bei Echinus beobachtete (Fig. 392 u. 388 p. 679).

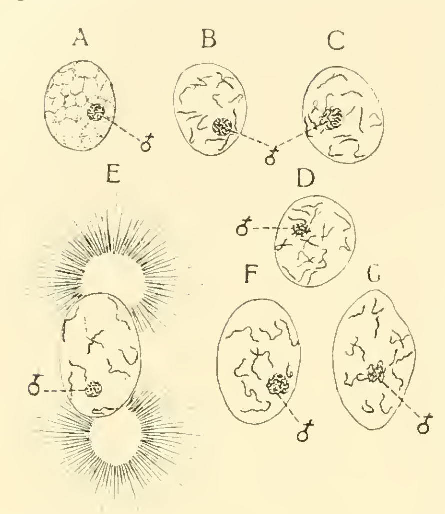


Fig. 392. *A—D* Der erste Furchungskern von Tiara, mit Chromatingerüst (*A*) und mit Chromosomen (*B—D*), die männliche Kernsubstanz (♂) in Form einer Kugel (*A*) und in allmäliger Ausbildung zu den Chromosomen zeigend (*B—D*), nach BOVERI.
E—G Echinus microtuberculatus: der erste Furchungskern die weiblichen Chromosomen zeigend, die männliche Kernsubstanz (♂) noch in Form einer dichten Kugel (*E*) oder in allmäliger Ausbildung zu den Chromosomen (*F* und *G*), nach BOVERI.

In dem ersteren der beiden Fälle sieht man den Spermakern als ziemlich compakte Chromatinkugel in dem mit einem Chromatingerüst erfüllten Eikern liegen (Fig. 392 *A*), und zwar erscheint er noch nicht wesentlich verändert, wenn im Eikern die 14 Chromosomen bereits ausgeblidet sind (Fig. 392 *B*); die Unabhängigkeit der letzteren von den Chromosomen des männlichen Kerns ist damit genügend erwiesen, da diese sich erst später und ganz allmälig aus der chromatischen Substanz des Spermakerns heraus bilden (Fig. 392 *C* u. *D*). Diesem Verhalten völlig entsprechend kann ausnahmsweise dasjenige von Echinus sein, wenn die Thiere sich nicht ganz unter normalen Verhältnissen befinden; auch hier differenziren sich dann die Chromosomen aus gesonderten, vom Ei- und Spermakern herrührenden Parthien des Furchungskerns (Fig. 392 *E—G*), während sonst an Seeigeleiern die Ausbildung eines einheitlichen Chromatingerüsts im Furchungskern beobachtet wird (Fig. 375 p. 651).

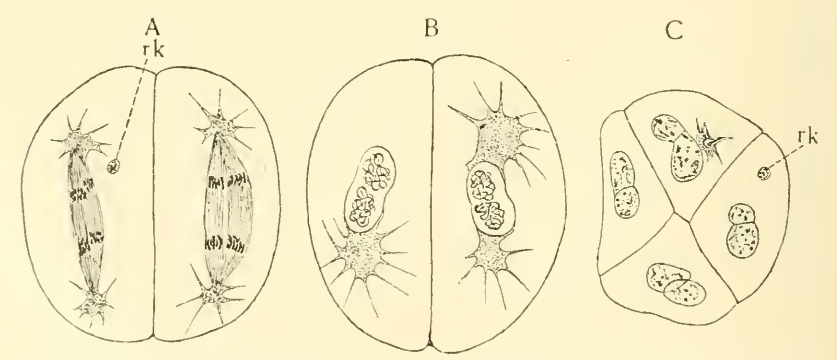


Fig. 393. Zweitheiligkeit der Kerne (Getrenntbleiben der väterlichen und mütterlichen Chromosomen) bei der beginnenden Viertheilung (*A*) zu einem vierzelligen Furchungsstadium des Eis von Cyclops (strenuus *A* u. *B*, brevicornis *C*), nach RÜCKERT u. HÄCKER.
rk Richtungskörper.

Auch nach früheren Beobachtungen von O. Hertwig und Fol bleibt bei Seeigeleiern an dem schon einige Zeit vereinigten Ei- und Spermakern deren Substanz noch lange getrennt, und eine solche ausnahmsweise Trennung beider Substanzen, wie sie oben von Echinus erwähnt wurde, kommt gelegentlich auch bei Gonothyraea vor (J. Wulfert [1902]).

Alles dies spricht dafür, dass die Chromosomen väterlichen und mütterlichen Ursprungs auch in den Fällen getrennt auf die Tochterzellen übergehen, wenn es sich nicht direct nachweisen lässt. Man kennt einige wenige Beispiele, bei denen dies in noch weit ausgesprochenerem Maasse der Fall ist, als wir es bisher kennen lernten.

Durch die Untersuchungen von Rückert [1895] und Häcker [1895] an Copepoden ist gezeigt worden, dass die vom Ei- und Spermakern herrührenden Chromatinparthien noch bis weit hinein in die Furchung und spätere Entwicklung

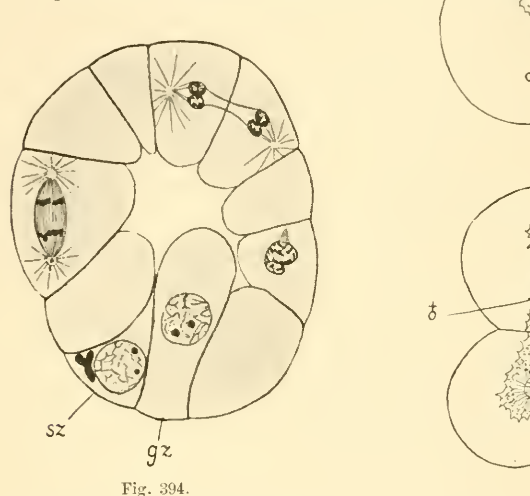


Fig. 394.

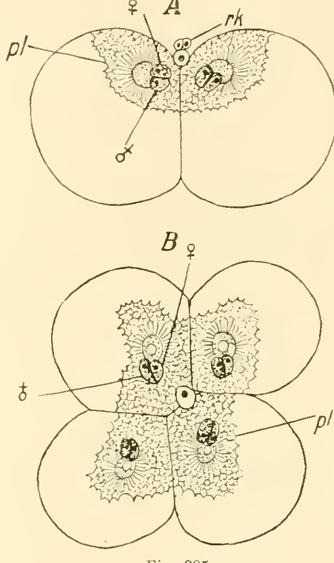


Fig. 395.

Fig. 394. Uebergangsstadium von 32 zu 64 Zellen der Furchung von Diaptomus denticornis (nach V. Häcker).

gz die primäre Urgenitalzelle, *sz* deren Schwesterzelle (in ihrem Cytoplasma die „ectosomale Substanz"). An den in Theilung und Ruhe befindlichen Kernen der übrigen Furchungszellen ist die Zweitheiligkeit zu erkennen.

Fig. 395. Zwei- und vierzelliges Furchungsstadium von Crepidula, um den weiblichen (♀) und männlichen (♂) Antheil der Furchungskerne zu zeigen (nach Conklin).

pl Plasmatische Anhäufung am animalen Pol, *rk* Richtungskörper.

getrennt bleiben können (Fig. 393 *A—C*). Sowohl in den Spindeln (*A*) wie auch im Spiremstadium (*B*) und in ruhenden Kernen (*C*) tritt diese Zweitheiligkeit des Chromatins oder der ganzen Kerne mehr oder weniger deutlich hervor (Fig. 394); an einzelnen Kernen ist sie noch im Naupliusstadium zu bemerken. und Häcker fand sie ganz besonders in den Kernen der Urgeschlechtszellen im Nauplius und auch noch später bis zur Geschlechtsreife. Eine ähnliche Zweitheiligkeit des Kerns scheint auch bei manchen anderen Formen vorzukommen, worauf besonders von Rückert hingewiesen wurde. der sie neuerdings in den Furchungsstadien von Torpedo

auffand (1899). Desgleichen ist sie, wenn auch nicht in so extremem Maasse wie bei den erstgenannten Formen, von Golski (1899) für Ciona beschrieben worden, bei welcher Form in jeder der beiden ersten Furchungszellen anstatt des einfachen Kerns zwei bläschenförmige Kerne gefunden werden. Weit ausgeprägter und ähnlich wie bei den Copepoden fand Conklin (1901) dieses Verhalten bei Crepidula, indem die Kerne der frühen Furchungsstadien nicht nur durch eine Scheidewand in zwei Abtheilungen getrennt erscheinen (Fig. 395 *A* u. *B*), sondern diese Zweitheiligkeit in Folge des Vorhandenseins eines Nucleolus in jeder Hälfte noch besonders deutlich hervortritt. Auf dieses letztere Verhalten legt auch Häcker (1902) in seiner letzten Publication über die „Autonomie" der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz ganz besonderes Gewicht (Fig. 394).

Es ist sehr auffällig, dass (besonders in den von Häcker und Rückert beschriebenen Fällen) trotz der vielen auf einander folgenden Theilungen und der damit verbundenen Umlagerungen des Chromatins diese anscheinende Trennung des väterlichen und mütterlichen Chromatinantheils erhalten bleibt. Von grossem Interesse ist die Frage, wie lange sie bestehen bleibt, ob überhaupt und durch welche Momente eine Vermischung der vom Vater und von der Mutter herrührenden Chromatintheile erfolgt, zu welcher Zeit und auf welche Weise dieselbe geschieht.

Eine Beantwortung dieser Frage könnte im Hinblick auf die bei der Chromatinreduction beobachteten Erscheinungen, und zwar unter Annahme einer Individualität der Chromosomen, in dem Sinne gegeben werden, dass die Chromosomen, welche man bei der „Pseudoreduction" verbunden findet, möglicher Weise den vereinigten männlichen und weiblichen Chromosomen entsprächen, zwischen denen auf diese Weise vielleicht ein Austausch oder eine Vermengung ihrer Substanzen stattfände, und zwar ganz besonders dann, wenn zwei mit den Enden verbundene (und dadurch in der reducirten Zahl auftretende) Chromosomen nach dem Typus der eumitotischen Reifungstheilung eine zweimalige Längsspaltung erfahren (p. 573). Aus zwei Chromosomen wäre dann thatsächlich ein einziges geworden, und die Bestandtheile jener beiden fänden sich in den durch Spaltung entstandenen Theilstücken enthalten.

Die Annahme der thatsächlichen Vereinigung männlicher und weiblicher Chromosomen liegt ungemein nahe, wenn man z. B. die Verhältnisse von Ascaris meg. univalens beachtet, bei welcher Form durch die Befruchtung ein väterliches zu dem bereits im Ei vorhandenen einen mütterlichen Chromosoma hinzugebracht wird und später bei der Ei- bezw. Samenreifung nur eine Vierergruppe vorhanden, also unter der Voraussetzung der Individualität der Chromosomen thatsächlich eine Vereinigung derselben eingetreten ist. Diese Auffassung vertritt übrigens ganz neuerdings auch Montgomery (1901), indem er eine derartige „Conjugation der Chromosomen" in der Synapsiszone annimmt und der letzteren auch in so fern eine besonders wichtige Bedeutung zuschreibt. — Von einer Paarung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen und einer Affinität zwischen denselben spricht auch Häcker (1902) in seiner soeben veröffentlichten eingehenden Untersuchung über diesen Gegenstand, auf die wir leider nur noch hinweisen können (vgl. p. 692).

Fast noch auffallender als in den oben beschriebenen Fällen ist die Differenz der väterlichen von der mütterlichen Substanz in den von Herla (1895), O. Meyer (1895) und Zoja (1896) untersuchten

Befruchtungs- und Furchungsstadien von Asc. megalocephala, die allem Anschein nach einer Bastardirung von Asc. meg. bivalens mit der Varietät univalens entstammten. In diesen Eiern fanden sich ein grösserer (Ei-)Kern mit einem längeren Chromatinband und ein kleinerer (Sperma-)Kern mit nur einer kleinen Schleife (Fig. 396 *A*). Da die Chromosomen von univalens kleiner sind als die von bivalens, so ist die an und für sich nahe liegende Vermuthung gewiss berechtigt, dass hier die Befruchtung eines Eis der letzteren Varietät durch ein Spermatozoon der ersteren im Gang ist. Ein Folgestadium zeigt eine kleinere und zwei grössere Chromatinschleifen im Begriff, in die Furchungsspindel einbezogen zu werden (Fig. 396 *B*) bezw. schon in deren Aequatorialplatte liegend (Fig. 396 *C*), und auch in Furchungsstadien verschiedenen Alters wurden die drei Chromatinschleifen angetroffen (Fig. 396 *D*). Hier fällt die Selbstständigkeit der väterlichen und mütterlichen Chromatinsubstanz ganz besonders stark in's Auge.

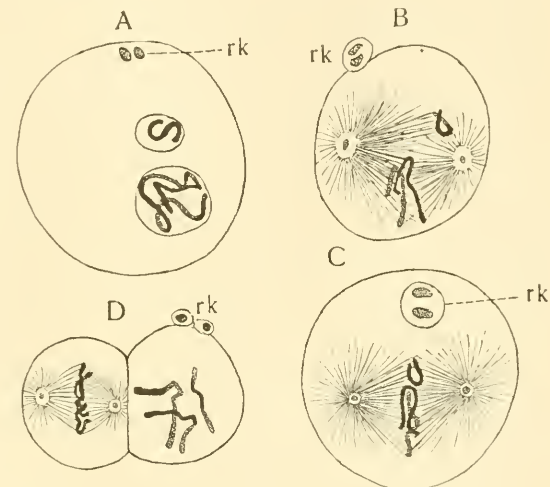


Fig. 396. Eier von Ascaris megalocephala mit drei Chromatinschleifen in dem der Kernberührung vorangehenden Stadium (*A*), sowie im Stadium der beginnenden und ausgebildeten ersten Furchungsspindel (*B* und *C*) und im Uebergang zum vierzelligen Stadium (*D*) (nach Herla).
rk Richtungskörper.

Ausserdem spricht dieses Verhalten in hervorragendem Maasse für die sog. Continuität oder Individualität der Chromosomen (Boveri, Rückert [1892]), d. h. besser gesagt für deren Wiederauftreten in derselben Zahl, in der sie vorher vorhanden waren, denn sie bleiben bekanntlich nicht in gleicher Form bestehen, sondern gehen zunächst in das Gerüstwerk des Kerns über, um später von Neuem wieder aufzutauchen. Bezüglich dieses letzteren Punktes sind neuerdings Angaben gemacht worden, welche gegen die Individualität der Chromosomen zu sprechen schienen, doch ist diese dafür von anderer Seite durchaus aufrecht erhalten worden. Auf diese Verhältnisse wurde bereits an anderer Stelle eingegangen, und wir dürfen daher auf jene früheren Ausführungen verweisen (p. 622).

C. Geschlechtsbestimmung und Keimzellen-Differenzirung.

Das lange Getrenntbleiben der vom Vater und der Mutter herrührenden Kernsubstanz bezw. ihres Chromatins gibt uns Veranlassung, nochmals auf die schon früher (p. 368 ff.) behandelte Keimzellen- und Geschlechtsdifferenzirung zurück zu kommen. Häcker, der dieser Erscheinung seine besondere Aufmerksamkeit widmete, hält es für

nicht unmöglich, dass durch Ueberwiegen des männlichen oder weiblichen Antheils das Geschlecht des betreffenden Individuums nach der einen oder anderen Richtung bestimmt werden könnte. Auch Rauber hat diese Frage neuerdings discutirt und fasste neben anderen Möglichkeiten der Geschlechtsbestimmung auch diese in's Auge (vgl. hierzu Cap. IV p. 377 ff.). Andere Autoren, welche dieses so häufig, aber leider mit recht geringem Erfolg betretene Gebiet vor Kurzem wieder bearbeiteten, glauben die Geschlechtsbestimmung ebenfalls in eine recht frühe Zeit verlegen zu müssen, sei es nun, dass dieselbe bei der Befruchtung erfolgt, oder aber schon in den Geschlechtszellen, besonders im Ei, festgelegt ist. So vertritt Beard (1902) sehr entschieden die Auffassung, das Geschlecht sei bereits in den Geschlechtszellen (Oocyten bezw. Spermatocyten) vorbestimmt, und in letzter Instanz bringt er die Reifungstheilungen dazu in Beziehung. Es wird hierbei auf das Vorkommen „männlicher und weiblicher Eier“ (p. 378) ein besonderes Gewicht gelegt und Aehnliches auch bei solchen Eiern vermuthet, an denen man die Vorbestimmung für das eine oder andere Geschlecht nicht ohne Weiteres durch ihre Grösse und Structur erkennen kann. (Man vgl. hierzu auch p. 692 bezgl. v. Lenhossek's neuer Publication.)

In eine sehr frühe Zeit ist auch Cuénot (1899) geneigt, die Geschlechtsbestimmung zu verlegen. Auf Grund einer kritischen Durcharbeitung der betreffenden Literatur, sowie eigener Untersuchungen vermag er denjenigen Versuchen und Beobachtungen, welche durch äussere Factoren (Temperatur, Ernährung etc.) das Geschlecht beeinflussen zu können glaubten, kaum irgend eine sichere Bedeutung zuzuschreiben. Ganz besonders gilt dies für jene Versuche, welche durch bestimmte Beeinflussung der Elternthiere oder der Jungen selbst deren Geschlecht zu bestimmen suchten, anders dürfte die Sache aber doch dann liegen, wenn lange und sehr andauernd wirkende Factoren in Betracht kommen, wie dies unter natürlichen Bedingungen bei den Thierformen mit mehrfachen parthenogenetischen Generationen der Fall ist (Rotatorien, Daphniden, Aphiden etc.), bei denen zu bestimmten Zeiten und allem Anschein nach unter dem Einfluss von Temperatur- und Ernährungsverhältnissen die Geschlechtsthiere, d. h. also auch Männchen auftreten.

Auch Cuénot legt ein grosses Gewicht auf die Vorbestimmung des Geschlechts im Ei, die sich in manchen (den schon früher erwähnten) Fällen ohne Weiteres erkennen lässt und gewiss auch in vielen anderen vorhanden ist, aber auch er betont die Möglichkeit der Geschlechtsbeeinflussung durch die Befruchtung, wie sie sich ja ebenfalls in einzelnen Fällen, z. B. bei der Biene, unzweifelhaft zu erkennen gibt. Wenn die frühzeitige Geschlechtsbestimmung eine allgemein verbreitete Erscheinung ist, so haben jene Versuche der Beeinflussung des Geschlechts von vorn herein keine Aussicht auf Erfolg, und thatsächlich zieht Cuénot aus den von ihm angestellten, freilich nicht sehr ausgedehnten Untersuchungen an verschiedenen Insecten und Fröschen den Schluss, dass die Angaben der früheren Forscher, welche die Möglichkeit einer Beeinflussung des Geschlechts auf experimentellem Wege zu erweisen glaubten, nicht das Richtige trafen. Ganz besonders gilt dies für die Beeinflussung des Geschlechts junger Thiere, da bei diesen das Geschlecht schon längst bestimmt sein dürfte, wenn dies allerdings auch nicht so leicht erkennbar ist; so ist bei den Insecten und speciell bei den Raupen der Schmetter-

linge, an welchen derartige Versuche angestellt wurden, das Geschlecht bereits in sehr frühen Stadien, eventuell schon bei den Embryonen festgelegt und erkennbar (Heymons, la Valette St. George, Grünberg u. A., Lit.-Verz. Cap. IV u. V). Auch Beard ist der Meinung, dass es sich bei dem Ergebniss derartiger Versuche nicht um eine Beeinflussung des Geschlechts, sondern nur um eine Regulation desselben in Folge des Ueberlebens bestimmter Geschlechtsangehöriger gehandelt habe. Wir verweisen noch besonders auf die erwähnte Arbeit von Cuénot, welche wir leider bei unseren früheren Ausführungen über die Geschlechtsdifferenzirung noch nicht kannten und welche eine sehr eingehende Behandlung dieses Gebiets mit ausführlichen Literaturangaben enthält. (Vgl. ausserdem p. 692 v. Lenhossek 1902.)

Wieder in anderem Sinne hat sich neuerdings Malaquin (1901) auf Grund seiner Beobachtungen über den Parasitismus der Monstriliden, dieser in Anneliden schmarotzenden Copepoden, ausgesprochen. Er fand, dass im Fall des Eindringens mehrerer Monstriliden in ein und denselben Wirth die Parasiten stets und ausschliesslich männlichen Geschlechts sind, dass aber weibliche Monstriliden nur dann entstehen, wenn nicht mehr als ein Parasit in ein und demselben Wirth sich befindet; unter Tausenden von Fällen fand Malaquin nur zwei Mal gleichzeitig einen männlichen und einen weiblichen Parasiten im selben Annelidenkörper. Malaquin glaubt aus diesem Verhalten der Monstriliden schliessen zu müssen, dass beim Vorhandensein mehrerer Parasiten im gleichen Wirthskörper die Ernährung im Allgemeinen keine genügende ist, um die Hervorbringung eines Weibchens zu gestatten, oder dass, mit anderen Worten, die Ernährung thatsächlich einen Einfluss auf die Geschlechtsbestimmung ausübt; er spricht direct aus, dass bei den Monstriliden das Geschlecht nicht im Ei, sondern erst in einem recht späten Stadium der Ontogenese bestimmt würde. Man sieht aus diesen neueren Angaben, dass immer wieder Stimmen laut werden, welche für einen Einfluss äusserer Factoren auf die Geschlechtsbestimmung eintreten.

Eine lebhafte Discussion dieser Fragen hat bekanntlich die von L. Schenk aufgestellte Theorie der Geschlechtsbestimmung hervorgerufen, ohne dass ihre Beantwortung dadurch freilich eine wesentliche Förderung erfahren hätte; ihren Ausdruck fand dieselbe übrigens zum Theil in der an Schenk's Vortrag auf dem Berliner Zoologen-Congress sich anschliessenden Debatte. (Congress-Verhandl. p. 363 ff.)

Wie schon früher bemerkt, sind die Beobachtungen, welche wir über die Differenzirung oder Bestimmung des Geschlechts besitzen, im Ganzen wenig verlässlicher Natur, und es wäre gewiss wünschenswerth, dass sie durch ausgedehnte und zielbewusste Untersuchungen ergänzt würden. Möglicher Weise könnte bei manchen Thierformen die mehr oder weniger früh erfolgende Differenzirung der Keimzellen nicht ganz ohne Bedeutung sein; von dieser wurde bereits früher (p. 368) gehandelt, doch möchten wir einige Beobachtungen noch nachtragen. Den Befunden von Faussek und Brauer über die frühzeitige Sonderung der Keimzellen bei verschiedenen Arachnoiden schliessen sich diejenigen von Schimkewitsch (1898) an, welcher ebenfalls die Genitalanlage aus jener noch indifferenten Zellenanhäufung am Hinterende des Keimstreifens herleitet, und zwar so, dass diejenigen Zellen des betreffenden Complexes, welche nicht zum Aufbau der Keimblätter verwendet werden, die Genitalanlage darstellen. Neue

Mittheilungen macht auch Beard (1902) in Ergänzung seiner früheren Darstellung von der frühen Differenzirung der Keimzellen bei den Selachiern und führt sie auf ein Stadium bald nach Beendigung der Furchung zurück. Er knüpft daran Ausführungen allgemeiner Natur über Auftreten, Zahl und Verbreitung der Geschlechtszellen im Körper und ihre Beziehungen zu diesem, worauf jedoch hier nicht eingegangen werden kann. Desgleichen ergänzt Häcker (1902) seine Angaben über die bereits während der Furchung erfolgende Differenzirung der Keimzellen bei den Copepoden und theilt neue Kriterien zur Erkennung derselben mit, die neben der Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz besonders in dem Vorhandensein doppelter Nucleolen bestehen (vgl. oben p. 688).

Diese und verwandte Fragen erfahren eine erneute eingehende und weiter auf das Gebiet der Vererbungstheorien sich erstreckende Behandlung in einer Untersuchung von V. Häcker (1902), die uns beim Abschluss der Correctur zugeht und daher leider keine Berücksichtigung mehr finden konnte. Dies gilt ebenfalls für eine soeben erschienene, anregende Schrift M. v. Lenhossek's (1902), in welcher das Problem der Geschlechtsbestimmung auf Grund einer sorgtältigen Durcharbeitung des Stoffes von Neuem behandelt wird. Erwähnen können wir nur kurz, dass v. Lenhossek auf Grund bestimmter zoologischer Thatsachen ein besonders grosses Gewicht auf die Vorbestimmung des Geschlechts im Ei legt.

5. Das Eindringen mehrerer Spermatozoen in das Ei (Polyspermie).

Im Anschluss an den Befruchtungsvorgang ist noch eine Erscheinung zu besprechen, die nicht eigentlich zur Befruchtung des Eis gehört, aber doch in ziemlich nahem Zusammenhang mit ihr steht,

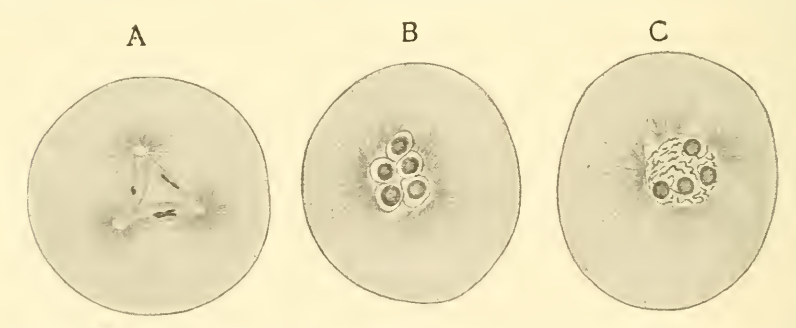


Fig. 397. Abnorme Befruchtungsstadien von Ophryotrocha puerilis. *A* Ei mit dreipoliger Spindel, *B* und *C* mit mehreren Geschlechtskernen, die in der Vereinigung begriffen sind.

nämlich die sog. Polyspermie. Es wurde schon früher erwähnt, dass unter Umständen mehr als ein Spermatozoon in das Ei eindringt, und dass dieses sich hiergegen zu schützen sucht, da für gewöhnlich abnorme Entwicklung die Folge ist, wenn mehrere Spermatozoen in das Ooplasma und eventuell zur Berührung mit dem Eikern gelangen, denn „das Eindringen zweier Spermatozoen ruinirt das völlig normale Ei“ (Boveri 1902). Das Auftreten mehrerer Centrosomen, einer grösseren Chromosomenzahl, die Ausbildung unregelmässiger (pluripolarer) Kern-

theilungsfiguren oder mächtiger Kerne (Fig. 397 *A—C*) pflegen die Folgeerscheinungen der Polyspermie zu sein, die dann zu einer ganz abnorm verlaufenden Furchung oder sonstigen Missbildungen des Embryos und schliesslich zum Absterben desselben führt.

Uebrigens scheint bei manchen Thierformen (abgesehen von der noch zu erwähnenden physiologischen Polyspermie) doch auch normaler Weise ein Eindringen mehrerer Spermatozoen ohne Schädigung des Eis vor-

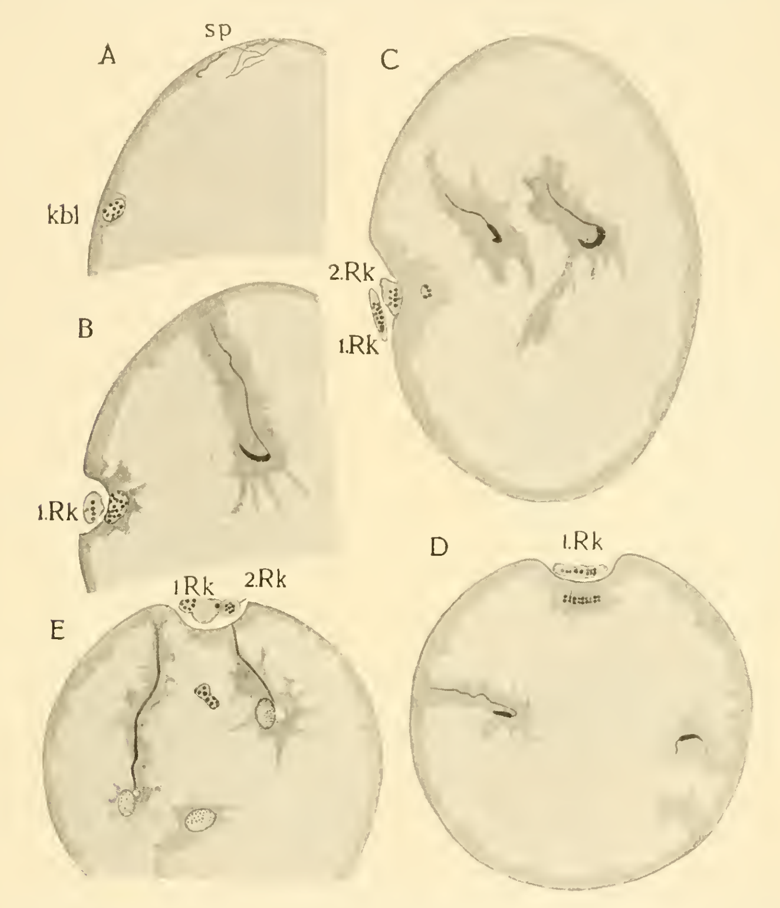


Fig. 398. Verschiedene Stadien des Eindringens der Spermatozoen in das Ei von Pyrrhocoris apterus (nach HENKING).

A Spermatozoen am oberen Pol, Umbildung des Keimbläschens (*kbl*) zur ersten Richtungsspindel, *B—D* tieferes Eindringen der Spermatozoen, erster Richtungskörper und zweite Richtungsspindel (*B* und *D*), zweiter Richtungskörper und Eikern (*C* und *E*), in *E* die Spermakerne ausgebildet.

A—C Längsschnitte, *D* und *E* Querschnitte.

zukommen, so sollen nach GÉRARD (1901) bei Prostheceraeus gewöhnlich zwei bis drei Spermatozoen eintreten, von denen jedoch nur eines die zur Befruchtung führenden Veränderungen durchmacht. Auch in den Fällen, in welchen mehrere Spermatozoen in das Ei eindringen, kommt also nur ein Spermakern zur Vereinigung mit dem Eikern. Der

letztere scheint gewissermaassen eine Schutzvorrichtung zu besitzen, die sofort nach dieser Vereinigung in Kraft tritt (BOVERI 1892), oder es scheint, als ob durch sie „die Affinität des Eikerns gesättigt sei und er nun keine Anziehungskraft auf andere Spermakerne mehr ausübe“, wie R. FICK (1893) es ausdrückt (vgl. unten p. 696 RÜCKERT 1899).

Wenn mehr als ein Spermatozoon eindringt, wird zwar das Ei im Allgemeinen einer abnormen Entwicklung anheimfallen, doch hat man beobachtet, dass sich disperm befruchtete Seeigeleier dennoch bis zur Blastula entwickelten bezw. Gastrulae lieferten (MORGAN). und BOVERI gelang es, aus solchen Eiern auch Pluteuslarven zu ziehen. Der Verlauf der Entwicklung hängt davon ab, wie sich die chromatische Substanz im Hinblick auf die Centrosomen mit ihren Strahlungen verhält, und ob letztere sich zu zweipoligen Spindeln anordnen. BOVERI (1902) hat diese Vorgänge an dispermen Eiern neuerdings zu höchst scharfsinnigen Untersuchungen über das Wesen des Zellkerns im Allgemeinen und die Bedeutung der Chromosomen im Besonderen benutzt, worauf weiter unten (p. 729) noch zurück zu kommen sein wird.

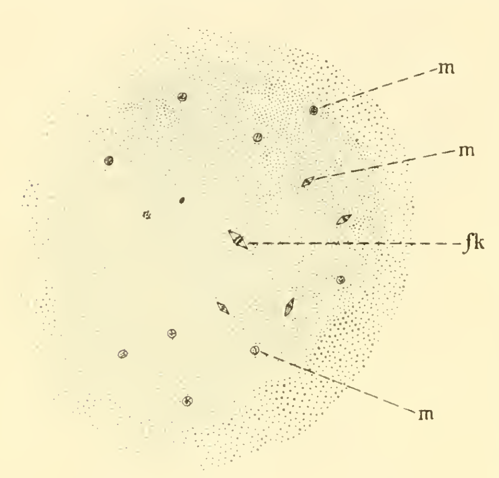


Fig. 399. Flächenschnitt durch die Keimscheibe von Torpedo ocellata im Stadium des ersten Furchungskerns (nach J. RÜCKERT). *fk* Furchungskern in Theilung; die übrigen Kerne sind Merocytenkerne (*m*), die sich theils ebenfalls in Mitose, theils in Ruhe befinden.

Von der im Allgemeinen pathologisch verlaufenden „Ueberfruchtung“ des Eis hat man **die physiologische Polyspermie** unterschieden, bei welcher das Eindringen mehrerer Spermatozoen nicht nur unschädlich, sondern dem Anschein nach sogar für die Weiterentwicklung des Eis erforderlich ist.

Die physiologische Polyspermie ist zuerst von RÜCKERT an den Eiern der Selachier als solche festgestellt worden, nachdem man auch schon früher auf das Eindringen mehrerer Spermatozoen in das Ei aufmerksam geworden war (v. KUPFFER, VAN BAMBEKE, H. BLANC bei Petromyzon, Forelle und Amphibien, BLOCHMANN und HENKING bei Insecten, Fig. 398). Es ist auffällig, dass es allem Anschein nach immer grosse und dotterreiche Eier sind, welche diese Erscheinung zeigen. Entweder gelangen nur wenige Samenfäden in das Ei, wie dies bei den Amphibien (Triton, Axolotl, Kröte nach VAN BAMBEKE [1870], v. KUPFFER [1882], BORN [1886 u. 1892], FICK [1893], BRAUS [1895], MICHAELIS [1897] u. A.) und wohl auch bei manchen Insecten (BLOCHMANN [1887], HENKING [1892]) der Fall ist, oder es dringen viele Samenfäden ein, welches Verhalten man bei den Insecten, Selachiern und Reptilien beobachtet hat (HENKING [1892], RÜCKERT [1892], OPPEL [1892], NICOLAS [1900] Fig. 359 p. 632, Fig. 398).

In beiden Fällen vollzieht sich die Befruchtung so, wie wir dies früher kennen lernten, d. h. es nähert sich nur ein Spermakern bis zur völligen Berührung dem Eikern und vereinigt sich mit ihm; ein Unterschied von dem gewöhnlichen Befruchtungsvorgang ist also nicht vorhanden. Die für den Vollzug der Befruchtung nicht nöthigen Spermatozoen scheinen zum Theil zu Grunde zu gehen, zum Theil aber machen sie die Entwicklung bis zum Spermakern durch, bringen eine Strahlung zur Ausbildung und können sich sogar theilen, doch scheint es, dass sie dann ebenfalls degeneriren. So liegen die Verhältnisse bei den Eiern der Amphibien und Insecten*), so viel man bisher davon weiss, während bei den Selachiern und Reptilien den Nebenspermakernen eine wichtige Function zukommt, indem sie bestehen bleiben und die Merocytenkerne liefern (Fig. 399, Rückert, Oppel, Samassa [1895], Nicolas [1900]). Obwohl sich über deren Natur und späteres Schicksal bisher eine Uebereinstimmung zwischen den Autoren nicht erzielen liess, wird man nach Rückert's eingehender und neuerdings wieder ausführlich begründeter Darstellung an ihrer engen Beziehung zu den Spermakernen nicht mehr zweifeln dürfen, so wenig wahrscheinlich an und für sich eine derartige Verwendung überzähliger Spermatozoen erscheinen mochte.

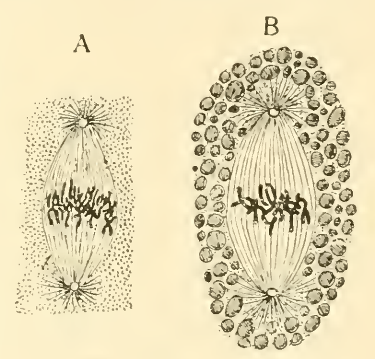


Fig. 400. Furchungsspindel (*A*) und Merocytenspindel (*B*) aus einer Keimscheibe von Torpedo im achtzelligen Furchungsstadium (nach J. Rückert).

Rückert's Nachweis von der Umbildung der Spermatozoenköpfe zu Merocytenkernen ist (im Hinblick auf frühere Ausführungen) auch in so fern von Interesse, als er zeigt, dass den Merocytenkernen nur etwa die Hälfte der Chromosomen gegenüber den Furchungskernen zukommt (Fig. 400). Es würde demnach, wie sich bei einer derartigen Herkunft dieser Kerne erwarten liess, das Chromatin in der reducirten Zahl vorhanden sein, und auch dieses Verhalten lässt sich für die Annahme einer „Individualität" der Chromosomen verwerthen, wie sie von Rückert selbst wie von Boveri u. A. vertreten wurde (vgl. oben p. 621 ff.).

Bei den Versuchen, die physiologische Polyspermie zu erklären, hat die Grösse und der Dotterreichthum der betreffenden Eier eine Hauptrolle gespielt: man meinte, dass es in diesen grossen Eiern für das eine Spermatozoon schwierig sei, den Eikern aufzufinden, wesshalb das Ei seine Schutzvorrichtungen gegen das Eindringen mehr als eines Spermatozoons aufgab und normaler Weise mehreren Samenfäden den Eintritt

*) Bezüglich der anderen Formen, für welche ebenfalls das Eindringen mehrerer Spermatozoen angegeben wurde, haben neuere Untersuchungen dies wieder in Abrede gestellt, so für die Forelle (Behrens [1898]) und Petromyzon (Böhm [1888], Herfort [1900]); allerdings hält Blanc (1898) seine Angaben über das Vorkommen der Polyspermie bei der Forelle durchaus aufrecht, während Helen King (1901) das bei Bufo beobachtete Eindringen mehrerer Spermatozoen in das Ei (von Kupffer) nicht für eine normale Erscheinung ansieht, sondern die betreffenden Eier für irgendwie pathologisch verändert hält.

gewährte (Boveri), von denen dann einer denjenigen Spermakern liefert, welcher zur Copulation mit dem Eikern gelangt. Auffällig ist dabei, dass nicht, wie bei kleineren Eiern, welche der pathologischen Polyspermie verfallen, häufiger mehrere Spermakerne mit dem Eikern verschmelzen und in Folge dessen abnorme Erscheinungen auftreten. Die Grösse der Eier kann dafür nicht recht in Betracht kommen, wie Rückert gegenüber einem späteren Verfechter der obigen Auffassung (Sobotta [1895]) hervorhebt, da die Spermatozoen alle in die Keimscheibe, und zwar oft in recht beträchtlicher Zahl (bis zu 50 und mehr) eindringen, so dass die Entfernung bis zum Eikern für mehrere oder viele von ihnen keine beträchtliche ist. Rückert sucht daher den Grund, aus welchem Vereinigungen mehrerer Kerne und pathologische Theilungserscheinungen nicht vorkommen, in anderer Richtung, und zwar in den Spermakernen selbst, denen er die Fähigkeit zuschreiben möchte, sich gegenseitig abzustossen, da man niemals Spermakerne zur Bildung unregelmässiger Kernspindeln sich vereinigen sieht, wie dies häufig bei anderen überfruchteten Eiern der Fall ist. Indem ungleichartige Kerne (der Ei- und Spermakern) eine Anziehung auf einander ausüben, die gleichartigen Kerne aber abstossend auf einander wirken, würde die normale Befruchtung auch beim Eindringen mehrerer Spermatozoen in das Ei gesichert sein. Eine ausführliche Besprechung des Wesens der Polyspermie ist neuerdings von Rückert gegeben worden (1899, p. 677).

Es würde noch die Frage aufzuwerfen sein, ob den zu mehreren oder zu vielen in das Ei eingedrungenen Spermatozoen eine bestimmte Function zukommt. Liefern sie wirklich mehrere oder sogar zahlreiche Kerne und veranlassen sie sogar eine Art Zerklüftung des Dotters, wie dies Letztere bei den Selachiern der Fall ist, so wird man von einer Beeinflussung der Dottermasse durch sie, vielleicht im Sinne einer besseren Verwendung bei der weiteren Entwicklung des Embryos sprechen und daraus den Schluss ziehen dürfen, dass möglicher Weise auch den wenigen überzähligen Spermatozoen, die bei verschiedenen Thieren ausser dem die Befruchtung vollziehenden Spermatozoon in das Ei eindringen, eine ähnliche Function zukommt.

Insofern als hier generative Zellen bezw. Kerne zu einer „vegetativen" Verrichtung verwendet werden, zeigt diese Erscheinung eine gewisse Aehnlichkeit mit der sog. doppelten Befruchtung der Angiospermen, allerdings tritt auch sofort ein Unterschied darin hervor, dass dort einer der generativen („Sperma")-Kerne mit einem der polaren Kerne des Embryosacks verschmilzt, also nicht allein wie die oben besprochenen Spermakerne die weitere Umwandlung durchläuft. Von dieser Vereinigung, d. h. also der Mitverwendung eines generativen Kernes, geht die Bildung des Endosperms aus. (Nawaschin 1898, Guignard 1899 u. 1901, Strasburger 1900). Vielleicht wird man die Aehnlichkeit als eine allzu entfernte befinden, doch wollten wir immerhin darauf hinweisen.

Eine eigenartige Auffassung vertritt Iwanzoff (1898) bezüglich des von ihm beobachteten Eindringens vieler Spermatozoen in die mit Keimbläschen versehenen, also noch nicht gereiften Holothurieneier. Diese im Meerwasser von Spermatozoen dicht umschwärmten Eier senden nach verschiedenen Seiten hin durch die Canäle der Zona radiata protoplasmatische Fortsätze aus, in welche, wie in den Empfängnisshügel, die Samenfäden eindrigen und mit den Fortsätzen in's Ooplasma hinein gezogen werden. Auf diese Weise wird eine Menge von Spermatozoen in die

Oocyte aufgenommen und, wie IWANZOFF meint, von ihr assimilirt; nach seiner Auffassung handelt es sich geradezu um einen Ernährungsvorgang, das Ei „frisst und verdaut" die Spermatozoen. Das Keimbläschen betheiligt sich an dieser Thätigkeit der Zelle; wenn aber durch den Reifungsprocess ein Theil der Kernsubstanz verloren ging, dann ist der Eikern nicht mehr im Stande, dieser Thätigkeit vorzustehen und die Spermatozoen können nicht mehr von der Eizelle bewältigt werden, also kann sich jetzt ein Spermakern mit dem Eikern zum Vollzug der Befruchtung vereinigen. Hierin soll also nach IWANZOFF's Anschauung die physiologische Bedeutung des Reifungsprocesses liegen. Ausserdem würde auch in diesem Fall eine „physiologische Polyspermie", freilich ganz anderer Natur als die vorher besprochene, vorliegen. Die Versuche selbst wie auch deren Erklärung bedürfen jedenfalls einer Nachprüfung.

Mit den von IWANZOFF beobachteten Vorgängen vergleicht HENNEGUY (1902) das Eindringen von Spermatozoen in die Dotterzellen, welches er bei Distomum hepaticum beobachtete. Die Spermatozoen sollen wie im unreifen Holothurienei hier von den Dotterzellen resorbirt werden, und HENNEGUY sieht darin eine Bestätigung der Annahme, dass die Dotterzellen als abortive Eizellen anzusehen sind (vgl. Cap. IV. p. 363 ff.).

6. Wesen und Bedeutung der Befruchtung.

Durch die vorhergehenden Betrachtungen lernten wir die Befruchtung als die Vereinigung der beiden Geschlechtszellen kennen, welche zur Bildung einer Zelle führt, die nunmehr ihrerseits, indem sie sich theilt, den Ausgangspunkt für die Embryonalentwicklung eines den Eltern gleichenden Organismus darstellt. Die Vereinigung besteht in einer solchen der Cytoplasmakörper und Kerne beider Zellen, doch legt man auf die erstere keinen besonderen Werth, weil man häufig sieht, dass die Geissel des Spermatozoons beim Eindringen in das Ooplasma abgeworfen und also nicht mit in dieses letztere aufgenommen wird; damit geht also der grösste Theil des an und für sich nicht umfangreichen Cytoplasmakörpers der männlichen Zelle verloren (Fig. 363 p. 636), und es kommt weiterhin fast nur der den Kopf bildende Kern in Betracht. In anderen Fällen allerdings wird die ganze, oft recht lange Spermatozoengeissel mit in das Ei aufgenommen (Fig. 364 u. 365 p. 337), und entsprechend verhalten sich hinsichtlich ihres ganzen Cytoplasmakörpers die abweichend gestalteten Samenzellen der Nematoden, z. B. die von Ascaris (Fig. 334 p. 564, 391 p. 683) und wohl auch andere derartig abweichend geformte Spermatozoen (p. 443 ff.). Aber auch in solchen Fällen ist man nicht geneigt, dem Cytoplasma irgend welche Rolle von grösserer Bedeutung zuzuschreiben, sondern behält diese vor Allem den Kernen vor, welche man bei der Befruchtung in ungefähr gleicher Masse sich vereinigen sieht, und die dabei die bekannten, regelmässigen Umwandlungen durchmachen. Sie erfuhren ausserdem bei der Reifung bereits jene Reduction ihres Chromatins, welche die Befruchtung vorbereitet und die geeignete Summirung der Substanz beider Kerne zu einem einzigen ermöglicht. Von besonderer Wichtigkeit erweisen sich bei der Befruchtung ferner die Centrosomen, welche vom Spermatozoon in das Ei ein-

geführt werden und aus derjenigen Parthie desselben ihren Ursprung nehmen, in welche sie bei der Spermatogenese niedergelegt worden waren; sie liefern die Pole der Furchungsspindel.

Für uns erscheint als das Wesentliche an der Befruchtung, dass das Ei in Folge derselben in die Embryonalentwicklung eintritt und somit ein neuer, von den beiden Eltern erzeugter Organismus sich bildet, welcher deren Eigenschaften besitzt. Für diesen Vorgang sind freilich nicht in allen Fällen beide Zellen nothwendig, sondern auch das Ei allein ist unter Umständen entwicklungsfähig. Im Allgemeinen gehen die thierischen Eier zu Grunde, wenn nicht rechtzeitig die Befruchtung erfolgt, aber wir kennen Thierformen, bei denen das Ei auch ohne das Hinzukommen eines Spermatozoons in die Entwicklung eintritt. So verhalten sich manche Insecten und anscheinend auch andere Thierformen (z. B. Seesterne, p. 617); bei der Biene scheint es mehr dem Zufall überlassen zu sein, ob die Eier befruchtet werden oder nicht, und alle Eier können sich bei ihr mit oder ohne Befruchtung entwickeln. Wieder bei anderen Thieren (besonders Arthropoden [Insecten und Crustaceen], aber auch Rotatorien) hat sich die Fähigkeit der Entwicklung ohne Befruchtung eingebürgert, und man bezeichnet diese schon längst bekannte Erscheinung als Parthenogenesis. Zieht man das Verhalten der allermeisten Metazoen, sowie dasjenige der mit jenen parthenogenetisirenden Thieren nahe verwandten Formen in Betracht, so ist man mit Weismann (1891), R. Hertwig (1899) und Anderen geneigt, die Parthenogenese nur als eine aus der rein geschlechtlichen Fortpflanzung hervorgegangene, also als eine secundär erworbene, eine Art von Rückbildungserscheinung zu betrachten. Diese Auffassung wird man auch nach den neuen, glänzenden Errungenschaften auf dem Gebiet der Befruchtungslehre aufrecht erhalten müssen, wonach Eier verschiedener Thiere (Echinodermen, Würmer, p. 623) durch äussere Reize nicht nur zur Entwicklung angeregt, sondern sogar bis zur Ausbildung der Larvenform gebracht werden können (J. Loeb [1900 u. 1901]). Auf dieses Verhalten hat man die Vermuthung gegründet, dass möglicher Weise alle thierischen Eier die Fähigkeit zur parthenogenetischen Entwicklung in sich trügen. Für gewöhnlich verliefe die Entwicklung nicht rasch genug, so dass die Eier, ehe sie zu einer wirklichen Entwicklung kämen, zu Grunde gingen, wenn nicht ein Spermatozoon hinzutritt oder jene Reizwirkung veranlasst wird (J. Loeb). Sollte diese Vermuthung späterhin eine festere Begründung erhalten, so wird sie gleichzeitig auch zur Erklärung der natürlichen Parthenogenese bei den oben genannten Thieren beitragen; trotzdem wird man die letztere in Anbetracht der facultativ parthenogenetischen und der nahe verwandten nicht-parthenogenetischen Formen als eine Rückbildungserscheinung anzusehen haben.

Bei der auf experimentellem Wege hervorgerufenen Parthenogenese werden durch die Reizwirkung im Ei ganz ähnliche Erscheinungen hervorgerufen wie sonst durch die Befruchtung; es treten Centrosomen im Ooplasma auf, von denen zwei die beiden Pole der in Ausbildung begriffenen Furchungsspindel bilden (E. B. Wilson [1901]); das Ei geht in die Theilung und weitere Entwicklung ein. Jene Reizwirkung scheint also bis zu einem gewissen Grade die Stelle derjenigen vertreten zu können, welche für gewöhnlich durch den

Eintritt des Spermatozoons bewirkt wird. Dies lässt sich sehr wohl mit der älteren, besonders energisch von Boveri (1887—1901) vertretenen Theorie der Befruchtung vereinigen, nach welcher das Ei alle zur Entwicklung nothwendigen Eigenschaften besitzt, mit Ausnahme der Centrosomen, die bei der letzten Reifungstheilung zurückgebildet wurden und nunmehr vom Spermatozoon wieder in das Ei hinein gebracht werden; sie stellen also das active Element dar, welches das Ei zur Theilung veranlasst, was übrigens auch schon aus der Fähigkeit des Spermacentrosomas hervorgeht, eine Anzahl von Theilungen einer Eiparthie auch beim Fehlen des Kerns zu ermöglichen (Ziegler [1898]).

Auf die Zuführung der Centrosomen durch das Spermatozoon ist zweifellos als auf einen wesentlichen Theil des Befruchtungsvorgangs ein besonderes Gewicht zu legen, wenn wir auch jetzt aus den schon erwähnten Versuchen erfahren haben, dass nicht nur der (sonst vom Spermatozoon herkommende) Kern für die Entwicklung des Eis entbehrlich ist, sondern auch die Centrosomen von diesem selbst geliefert werden können. Beide Thatsachen kannte man ja schon von der natürlichen Parthenogenese, ohne dass man darin für die befruchtungsbedürftigen Eier eine Abschwächung der Bedeutung der vom Spermatozoon herrührenden Centrosomen sah. Die wichtige Thatsache, dass dem Ei bei der Befruchtung durch das Spermatozoon das Theilungsorgan zugeführt wird, bleibt jedenfalls bestehen. Dies kann aber nicht die einzige Aufgabe des Spermatozoons sein, sondern es muss auch der Thatsache eine Bedeutung zukommen, dass vom Spermatozoon ein Kern in das Ei eingeführt und dem Eikern als anscheinend völlig gleichwerthiges Gebilde hinzugefügt wird.

Welche Bedeutung dem Spermakern (und den Kernen überhaupt) bei der Befruchtung zukommt, würde sich vielleicht erkennen lassen, wenn es gelänge, Eier zur Entwicklung zu bringen, die allein den Spermakern enthalten. Von diesem Gedanken ging Boveri (1889 u. 1901) bei der Vornahme seiner Versuche über die Befruchtung kernloser Seeigeleier mit dem Sperma einer anderen Seeigelspecies aus, und bekanntlich liessen sich aus diesen kernlosen Eibruchstücken Larven erziehen, die nach Boveri's Aussage nur väterliche Eigenschaften zeigen (vgl. hierzu auch p. 149 ff. u. p. 625). Wenn sich diese Angaben als zutreffend erweisen — und sie werden von Boveri (1901) gegenüber den ihnen zu Theil gewordenen Angriffen aufrecht erhalten —, so würde sich aus ihnen allem Anschein nach eine sehr wichtige Bedeutung des Kerns, nämlich diejenige als Träger der vererblichen Eigenschaften, ergeben; wir sprechen dies nicht bestimmt aus, weil immerhin die Möglickeit vorhanden, wenn allerdings auch nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse nicht sehr wahrscheinlich ist, dass nämlich den mit dem Spermatozoon übertragenen geringen Cytoplasmamengen oder den Centrosomen eine solche Function zukommen könne. An Stimmen, welche gegen die fast alleinige Bedeutung des Kerns und für diejenige auch des Cytoplasmas nicht nur bei Uebertragung der vererblichen Eigenschaften, sondern auch bezüglich der anderen in der Zelle sich abspielenden Vorgänge eintraten, hat es nicht gefehlt; wir erinnern besonders an die schon älteren, aber gewichtigen Aeusserungen, welche von Hensen (1885), Rauber (1886), Whitman (1888),

Verworn (1891) und R. S. Bergh (1892) in diesem Sinne gethan wurden. Neuerdings weist auch Strasburger (1900) auf die Bedeutung des Cytoplasmas für den Befruchtungsact hin. Nach seiner Auffassung ist anzunehmen, dass es „zum mindesten fördernd in die dem Befruchtungsvorgang folgenden Theilungsvorgänge eingreift".

Wenn dem Kern die wichtige Rolle bei der Befruchtung und der Uebertragung der vererblichen Eigenschaften zugeschrieben oder ihm sogar ausschliesslich diese Bedeutung beigelegt wird, so ist dies daraus erklärlich, dass man die beiden Geschlechtskerne beim Befruchtungsvorgang gleichwerthig an Umfang und Structur auftreten sieht, während das Cytoplasma der beiden Geschlechtszellen sehr verschieden ausgebildet ist, d. h. beim Ei enorm umfangreich, beim Spermatozoon hingegen stark reducirt ist und bei der Befruchtung ausserdem in vielen Fällen so gut wie gänzlich verloren geht. In Anbetracht dessen, dass die väterlichen und mütterlichen Eigenschaften von diesen beiden so ungleichen Zellen im gleichen Maasse übertragen werden können, lag es jedenfalls sehr nahe, die an Umfang ungefähr gleichen Kerne und speciell deren noch gleichartigere chromatische Substanz als den Träger der vererblichen Eigenschaften zu betrachten (Nägeli, O. Hertwig, Strasburger, Weismann, Kölliker u. A.).

Somit darf es als wahrscheinlich angesehen werden, dass auch den Kernen eine wichtige Bedeutung zukommt, nachdem der Anstoss zur Entwicklung vom Centrosoma des in das Ei eingedrungenen Spermatozoons gegeben wurde. „In den väterlichen und mütterlichen Kernelementen müssen wohl die dirigirenden Kräfte liegen, welche dem neuen Organismus neben den Merkmalen der Species die individuellen Eigenschaften der beiden Eltern combiniert aufprägen," so formulirt Boveri (1902) noch neuerdings die Rolle, welche den Kernen bei der Befruchtung und Vererbung zufällt, und schätzt dieselbe also, wie man sieht, ebenfalls recht hoch ein.

Es ist hier bereits von den bei der Befruchtung vereinigten Kernen die Rede, doch muss Aehnliches auch für jeden der beiden Geschlechtskerne gelten, wie sich zum Theil schon aus den vorher angestellten Betrachtungen ergibt. Da sich das Ei bei der natürlichen und künstlichen (experimentellen) Parthenogenese ohne Hinzutritt eines Spermatozoons zu entwickeln vermag und zumal im ersteren Fall einen Organismus aus sich hervorgehen lässt, der alle Eigenschaften der Mutter zeigt, so muss das Ei und, wie wir anzunehmen geneigt sind, speciell dessen Kern, die vererblichen, für die betreffende Species characteristischen Eigenschaften allein enthalten. Dasselbe würde nach jenen Versuchen über die Befruchtung kernloser Eibruchstücke auch bezüglich des Spermakerns der Fall sein, der hier nach Boveri's Auffassung allein den Speciescharacter bestimmt. Bekanntlich hat Giard in besonders hoher Werthung des Kerns und um so geringerer Einschätzung des Cytoplasmas dieses Verhalten als eine „männliche Parthenogenesis" angesprochen (vgl. p. 626). Was eine wirkliche Parthenogenese (oder vielmehr „Androgenese" Boveri) betrifft, so muss sie schon von vorn herein daran scheitern, dass der Cytoplasmakörper der männlichen Geschlechtszellen zu wenig umfangreich oder auch zu stark specialisirt ist, um eine vom Ei unabhängige Entwicklung dieser Zellen zu erlauben. Das Ei ist nach dieser Richtung hin in so fern günstiger gestellt, als sein relativ umfangreicher Cytoplasmakörper das Material für die Embryonalentwicklung beherbergt, während die

Aufgabe des Spermatozoons, das Ei aufzusuchen, die Ausbildung einer möglichst grossen Zahl von Spermatozoen und im Zusammenhang damit eine sehr geringe Grösse derselben, sowie die Specialisirung ihres Cytoplasmas als Schwimm- oder Bohrapparat verlangt.

Wenn nun auch die Geschlechtszellen bis zu einem gewissen Grad für sich entwicklungsfähig sind, wird man doch im Allgemeinen sagen dürfen, dass für gewöhnlich jede der beiden Zellen erst durch die Vereinigung mit der anderen die Fähigkeit zur weiteren Entwicklung erlangt, d. h. derjenige Vorgang, den wir als Befruchtung bezeichnen, erweist sich im Allgemeinen als nothwendig. Wie wir bis jetzt sahen, besteht die geschlechtliche Fortpflanzung der mehrzelligen Thiere also darin, dass vom weiblichen Geschlecht diejenige Zelle geliefert wird, welche das Material für die künftige Embryonalentwicklung enthält und auf deren Basis sich diese gewissermaassen aufbaut, während von der männlichen Geschlechtszelle hauptsächlich der Anstoss zur Entwicklung des Eis gegeben wird, indem sie es ist, welche das Theilungsorgan in das Ei einführt bezw. vielleicht auch nur dessen Entstehung im Ooplasma anregt. Beide Geschlechter liefern also zum Befruchtungsact wichtige Bestandtheile, und dies ist dadurch in noch höherem Maasse der Fall, dass auch mit den Kernen der beiden Geschlechtszellen gewisse (chromatische) Substanzen in sehr regelmässiger Anordnung und fest bestimmter Menge übergehen, welchem Vorgang eine weiter reichende Bedeutung, d. h. die Uebertragung der vererblichen Eigenschaften, zugeschrieben wird.

Hierdurch ist aber noch immer nicht die Frage beantwortet, welche Bedeutung die Vereinigung der beiden Geschlechtszellen und damit die Befruchtung hat, denn sowohl der Anstoss zur Entwicklung selbst wie auch die Uebertragung der vererblichen Eigenschaften geschieht unter Umständen nur von einer der beiden Geschlechtszellen, nämlich vom Ei aus, wie auch dementsprechend z. B. von Delage (1901) der Befruchtung eine zweifache Bedeutung zugeschrieben wird, nämlich 1) das reife Ei in den Stand zu setzen, sich zu entwickeln und einen neuen Organismus zu bilden, d. h. die Embryonalentwicklung zu beginnen, und 2) diesem neuen Organismus zwei Eltern zu geben (anstatt eines Elternthiers, wie bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung und Parthenogenese), d. h. in seine Entwicklung die „Amphimixis“ einzuführen und damit die Vortheile einer doppelten Vorfahrenreihe zu erzielen.

Welches sind nun aber, wie gesagt, die Vortheile des Zusammenwirkens zweier Individuen durch die beiden Geschlechtszellen? Schon das so zu sagen Morphologische am Befruchtungsvorgang, die im Ei sichtbaren Structuren zeigen uns, dass eine enge Vereinigung der beiden Geschlechtszellen eintritt und dass zumal die Furchungsspindel aus Kern- und Cytoplasmabestandtheilen (Centrosomen) beider Zellen gebildet worden ist. Wenn auch diese Vereinigung allem Anschein nach nicht eine so weit gehende ist, dass eine Verschmelzung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen eintritt, wie man vielleicht von vorn herein vermuthet hätte (vgl. p. 688), so bildet sie doch jedenfalls einen Hinweis darauf, eine wie innige Vermischung auch der Qualitäten der beiden Geschlechtsindividuen eingetreten sein dürfte. Auf diese Mischung (Amphimixis Weismann's), die Vereinigung der Kerne zweier individuell verschiedener

Zellen und der in ihnen enthaltenen Vererbungstendenzen zweier Individuen, hat man mit Recht ein ganz besonderes Gewicht gelegt.

Eine Zeit lang glaubte man, dass damit eine Art Auffrischung oder Verjüngung der bis zu einem gewissen Grade verbrauchten und senil gewordenen Organismen verbunden sei und stützte sich dabei besonders auf die Beobachtungen an Infusorien (Bütschli), bei denen durch viele auf einander folgende Theilungen eine Schwächung des Körpers, eine Verschlechterung ihrer Organisation herbeigeführt sei, die durch die Vereinigung zweier Individuen beim Conjugationsact wieder eine Auffrischung erführe. Von dieser Auffassung kam man zurück, als man erkannte, dass auf die Conjugation nicht, wie man vermuthet hatte, eine Periode besonders lebhafter Theilung zu folgen braucht (vgl. unten p. 704). Und doch wird neuerdings von einem Gegner dieser Annahme, von R. Hertwig (1902), und zwar wieder auf Grund der an Protozoen gemachten Wahrnehmungen eine Auffassung geäussert, die mit jener eine gewisse Verwandtschaft zeigt, wenn sie auch von anderen Voraussetzungen ausgeht. Auf Grund seiner an verschiedenen Protozoen vorgenommenen Versuche legt Hertwig ein besonderes Gewicht auf das Wechselverhältniss zwischen Kern und Cytoplasma; er sah unter verschiedenen Lebensverhältnissen (bei bestimmten Formen der Ernährung, beim Hungern etc.) eine auffallende Reduction der Kernsubstanz vor sich gehen. Diese vergleicht er mit den Reductionsvorgängen, welche die Befruchtung begleiten, und wie in jenen möchte er auch in diesen regulatorische Vorgänge sehen, welche ein bestimmtes Wechselverhältniss zwischen Kern und Cytoplasma aufrecht erhalten. Die Einführung eines fremden Zellkerns bei der Befruchtung könnte vielleicht die Bedeutung haben, diese regulirende Wirkung noch zu erhöhen, möglicher Weise kann auch die Vereinigung und Vermischung der Cytoplasmakörper von einer derartigen Bedeutung sein. Indem Hertwig annimmt, dass der Organismus durch die Lebensprocesse allmälig verbraucht wird und der Tod die nothwendige Consequenz des Lebens ist, betrachtet er auch die Protozoen nicht als unsterblich im Sinne von Weismann, sondern glaubt, dass sie zu Grunde gehen müssten wie die Metazoen, wenn nicht Einrichtungen vorhanden wären, welche die schädlichen Wirkungen des Lebensprocesses compensiren. Die wirksamste Einrichtung in dieser Hinsicht ist die Befruchtung, — ein Vorgang, bei dem aus dem Material zweier allmälig zum Untergang hin neigenden Individuen ein neues, lebenskräftiges Thier geschaffen wird. Auch nach dieser Auffassung kommt also der Befruchtung die Bedeutung einer „Reorganisation der lebenden Substanz“ zu.

Wir kehren nach dieser Abschweifung wieder zu den vorigen Ausführungen zurück. Die bei der Befruchtung erfolgende Mischung der Qualitäten zweier Individuen bezw. den Effect dieses als sehr wahrscheinlich anzunehmenden Vorgangs hat man auf verschiedene Weise erklärt. In Anlehnung an die schon von Darwin vertretene Auffassung, wonach der Nutzen der Befruchtung in der Vermischung der unbedeutend verschiedenen physiologischen Elemente unbedeutend verschiedener Individuen liegt und die wichtige Rolle der Kreuzung darin zu sehen ist, dass sie die Individuen derselben Species oder Varietät getreu und gleichförmig in ihrem Character erhält, haben spätere Autoren, wie besonders Spencer, Hatschek und O. Hertwig, diese Anschauungen weiter ausgeführt. Nach dem letztgenannten

Forscher muss die geschlechtliche Zeugung, wenn sie eine Vermischung der Eigenschaften zweier Zellen ist, nothwendiger Weise Mittelformen liefern. Zwar schafft sie zahllose neue Varianten, die aber nur Verschiedenheiten geringen Grades darstellen. Indem sie etwas Neues hervorruft, was zwischen den beiden alten Zuständen die Mitte hält, gleicht sie deren Verschiedenheiten aus. Sie verwischt so die Unterschiede, welche durch die Einwirkung äusserer Factoren in den Individuen einer Art hervorgerufen werden; „sie drängt geradezu dahin, die Art homogen zu machen und in ihrer Besonderheit zu erhalten" (O. Hertwig [1890 u. 1892]). Dem liesse sich freilich entgegen halten, dass durch Summirung der Eigenschaften der Eltern gelegentlich auch eine Steigerung der Charactere erzielt, also etwas der Quantität nach Neues hervorgebracht werden kann, da ja nicht immer entgegen stehende, sondern gewiss häufig auch gleich gerichtete Tendenzen in Combination treten.

Hatschek (1887) verfolgt einen jenem nicht unähnlichen Gedankengang und sieht in der Vermischung der beiderseitigen Eigenthümlichkeiten eine Correctur der in vielen Fällen schädlichen Veränderungen. Nach Strasburger (1900) wird bei der Befruchtung durch Vereinigung von Geschlechtszellen verschiedenen Ursprungs ein „Ausgleich der individuellen Abweichungen erzielt, wie er für das Fortbestehen der Species erforderlich ist". In diesem Ausgleich liegt nach Strasburger der Nutzen der Befruchtung.

Diesen Anschauungen über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung stehen diejenigen gegenüber, welche ihren Hauptvertreter in Weismann finden. Nach ihm bringt die Befruchtung in Verbindung mit den ihr vorausgehenden Reifungstheilungen eine grosse Mannigfaltigkeit der den einzelnen Individuen beigegebenen Vererbungssubstanzen hervor und hat dadurch einen grossen Reichthum individueller Gestaltung zur Folge. In der Vermischung der Vererbungstendenzen der beiden bei der geschlechtlichen Fortpflanzung sich vereinigenden Individuen sieht Weismann „die Ursache der erblichen individuellen Charactere und in der Herstellung dieser Charactere die Aufgabe der amphigonen (geschlechtlichen) Fortpflanzung. Sie hat das Material an individuellen Unterschieden zu schaffen, mittelst dessen die Selection neue Arten hervorbringt" *). Auch Brooks betrachtete die geschlechtliche Fortpflanzung als das Mittel, dessen sich die Natur bedient, um Variationen zu erzielen, doch weichen seine Anschauungen in anderer Hinsicht von denen Weismann's ab und nähern sich zum Theil denjenigen der vorher genannten Autoren. Desgleichen nimmt Bernstein an, um noch eine neuerdings gemachte Aeusserung anzuführen, dass durch die Befruchtung die Möglichkeit und Mannigfaltigkeit der Variabilität gefördert wird, indem sich die der Componenten addirt; im Uebrigen sieht Bernstein aus Gründen, die an dieser Stelle nicht erörtert werden können, darin einen Stimulus zur Erhöhung der Wachsthumsenergie; bekanntlich wird ein derartiger Einfluss der Befruchtung von anderer Seite in Abrede gestellt; weiter unten werden wir auf Aehnliches zurück zu kommen haben. Auf die

*) 1886 p. 29. Wir wählen diesen Satz aus einer älteren Weismann'schen Schrift, weil er uns am prägnantesten das Wesentliche der Sache wiederzugeben scheint. Sehr eingehende Behandlung findet der Gegenstand auch in Weismann's soeben herausgegebenen Vorträgen über Descendenztheorie (1902).

in den letzten Erörterungen bereits berührte Frage der Vererbung gehen wir an dieser Stelle nicht näher ein, sondern verweisen auf den Anhang über die Theorien der Vererbung (p. 707).

Nach den zur Zeit über die geschlechtliche Fortpflanzung bezw. über die Bedeutung der Befruchtung herrschenden Anschauungen ist der bei der letzteren stattfindenden Qualitätenmischung ein besonders hoher Werth beizulegen, wie wir sahen. Die Frage, wesshalb die Mischung gerade in dieser Form vor sich geht, d. h. in der Vereinigung zweier Zellen, wie wir sie beim Befruchtungsact beobachten, ist in sehr nahe liegender Weise wiederholt dahin beantwortet worden (O. Hertwig, [1892], R. Hertwig [1899], Boveri [1902]), dass die Möglichkeit einer solchen Qualitätenmischung für uns eben nur dann denkbar ist, wenn sich der Organismus noch im Zustand der Zelle befindet, in welcher alle seine Qualitäten enthalten sind und jede Differenzirung der späteren Körperorganisation noch fehlt. Dieser Zustand bleibt, abgesehen von der Differenzirung des Körpers, zeitlebens erhalten bei den Protozoen, bei denen es eben nur die eine Zelle ist, welche die Verrichtungen des gewöhnlichen Lebens vollzieht und der auch die Fortpflanzung (Theilung), sowie die Befruchtung (Conjugation) obliegt. Schon aus diesem Grunde erscheinen die Protozoen für die Auffassung der Befruchtung und geschlechtlichen Fortpflanzung bedeutungsvoll.

Dass der Befruchtung eine wichtige Bedeutung zukommen muss, ergibt sich aus ihrer grossen Verbreitung, die sich nicht nur auf die ein- und mehrzelligen Thiere, sondern auch auf die niederen und höheren Pflanzen erstreckt, wenn sie auch naturgemäss bei den letzteren in etwas modificirter Weise auftritt. Wir betrachten es nicht als unsere Aufgabe, hierauf einzugehen, sondern verweisen, ausser auf die von den Botanikern selbst, wie von Strasburger und Zimmermann gegebenen Darstellungen, auf diejenigen von Wilson und Häcker in ihren Werken über die Zelle. Dagegen müssen wir aus den oben angedeuteten Gründen noch kurz auf die Verhältnisse bei den Protozoen zu sprechen kommen.

Ganz mit Recht vergleicht man den Conjugationsvorgang der Protozoen mit der Befruchtung der Metazoen und hat sie auch direct als die geschlechtliche Fortpflanzung der letzteren bezeichnet. Dagegen haben sich nun in letzter Zeit manche Widersprüche erhoben, denn dass die Befruchtung bei den Metazoen mit der Fortpflanzung eng verbunden, d. h. von der Zelltheilung (Furchung) gefolgt sei, beruhe allein darauf, dass bei ihnen die Vermischung (Amphimixis) eben nur im einzelligen Zustand möglich sei, wie bereits vorher dargelegt wurde, und auf diesen eben dann die Theilung, d. h. die Entwicklung folgt. Letzteres ist nun bei den Protozoen durchaus nicht nöthig, wie in letzter Zeit (1898 und 1899) besonders durch R. Hertwig betont wurde. Nach der von ihm gegebenen Zusammenstellung ist bei den Ciliaten die Conjugation nicht der Vorläufer, sondern die Folgeerscheinung lebhafter Theilungsprocesse; ihre Theilungsfähigkeit erscheint nach der Conjugation nicht verstärkt, sondern vielmehr abgeschwächt. Desgleichen tritt bei manchen Flagellaten und Rhizopoden in Folge der Befruchtung eine Pause in der Vermehrung ein,

wieder bei anderen ist die Bildung von Dauerzuständen die Folge der Befruchtung; Letzteres wird auch bei conjugirenden Algen beobachtet. Auch bei Actinosphaerium führt die Befruchtung nach R. Hertwig's Beobachtung zur Bildung von Ruhezuständen, und die Vermehrung geht ihr in diesem Fall sogar voraus. Andererseits kann auch bei den Protozoen (Noctiluca, Gregarinen) eine gesteigerte Vermehrung als Folge der Befruchtung eintreten, ein ähnliches Verhalten also, wie es bei den Metazoen ausgebildet ist.

Aus dem Verhalten der Protozoen geht hervor, dass die Befruchtung in einem verschiedenartigen Verhältniss zur Fortpflanzung steht und dass sie von dieser anscheinend ziemlich unabhängig sein kann. Die Fortpflanzung besteht bei den Protozoen in Zelltheilung, und neben ihr findet sich die Zellvermischung (Conjugation, Befruchtung), die mit ihr nicht unmittelbar etwas zu thun zu haben braucht. Ueberträgt man dieses Verhalten auf die Metazoen, was wegen der in vieler Hinsicht grossen Uebereinstimmung der Befruchtungserscheinungen bei ihnen und den Protozoen durchaus angängig erscheint, so liegt die Vermuthung nahe, dass auch bei ihnen einzellige Fortpflanzungskörper vorkommen möchten, die der Befruchtung nicht bedürfen. Diese Vermuthung würde in den Ergebnissen der experimentellen Parthenogenese eine gewisse Stütze finden, wonach möglicher Weise allen thierischen Eiern die Fähigkeit der Entwicklung ohne Befruchtung zukäme und nur äussere Umstände die Möglichkeit einer solchen Entwicklung für gewöhnlich nicht erlaubten. Von der natürlichen Parthenogenese wird hierbei zunächst abzusehen sein, da sie mehr den Character einer secundären, durch eine Art von Rückbildung entstandenen Erscheinung hat (p. 698).

Die Annahme, dass die Befruchtung (Amphimixis) zunächst von der Fortpflanzung unabhängig war, ist auch früher schon gemacht worden (Weismann, O. Hertwig, Boveri u. A.), doch erscheint sie bei den Metazoen desshalb mit ihr combinirt, weil, wie wir schon vorher sahen, die Vermischung bei ihnen nur im einzelligen Zustande vor sich gehen kann und auf diesen alsbald die Theilung (Furchung und weitere Entwicklung) folgen muss, wie dies die Ausbildung des Metazoenkörpers verlangt. Aus solchen Erwägungen heraus hat man die Geschlechtsdifferenzirung, wie sie uns vor Allem bei den Metazoen entgegen tritt, für eine secundäre Erscheinung erklärt; nicht sie bildete sich zunächst heraus und hatte jene Vorgänge zur Folge, die wir als die Vereinigung zweier Geschlechtszellen (Befruchtung) kennen, sondern die Nothwendigkeit der Verschmelzung im einzelligen Zustand bildete den Ausgangspunkt, wobei irgend welche Geschlechtsdifferenzirung zunächst jedenfalls nicht nöthig war. Freilich trat eine „geschlechtliche“ Differenzirung, und zwar eine solche der copulirenden Zellen schon sehr bald ein, wir finden sie bereits bei verschiedenen Protozoen. Die Gleichartigkeit der beiden copulirenden Zellen, wie sie uns bei manchen Rhizopoden (Foraminiferen, Heliozoen) entgegen tritt, und wie wir sie auch von den Ciliaten kennen, wird von beiden zu Gunsten der Herausbildung einer grösseren und kleineren Zelle aufgegeben (Radiolarien, Vorticella). Die hierin angedeutete geschlechtliche Differenzirung findet sich in einem noch weit ausgesprocheneren Maasse bei Volvox und den Sporozoen, bei denen grosse, von Nährsubstanzen

erfüllte Zellen mit kleinen, sehr beweglichen und geisseltragenden Zellen verschmelzen. Es ist also hier bereits zu einer Differenzirung gekommen, wie wir sie von den Geschlechtszellen der Metazoen kennen, indem „weibliche“ Zellen von geringerer Bewegungsfähigkeit und mit umfangreichem Cytoplasmakörper, sowie „männliche“ Zellen als geisseltragende Schwärmer zur Ausbildung gelangen, welche jene aufzusuchen und die Befruchtung zu vollziehen haben. Die Differenzirung von Geschlechtszellen ist also, wie man sieht, bei den Protozoen nicht nur vorbereitet, sondern sogar in einzelnen Fällen recht weit durchgeführt, was übrigens dann noch mehr hervortritt, wenn es sich um bestimmte Zellgenerationen handelt, welche die Geschlechtszellen repräsentiren oder wenn diese, wie bei Volvox, einer Zellencolonie angehören. Als ähnlich differenzirte und bestimmte Zellengenerationen erweisen sich auch die Geschlechtszellen des Metazoenkörpers, bei dem es ausserdem noch zur Differenzirung bestimmter Parthien und Organe (Keimdrüsen) kommt, welche diese Zellen enthalten; schliesslich wird der ganze Körper durch die geschlechtliche Differenzirung beeinflusst, und zwar ganz besonders dann, wenn eine Vertheilung der beiderlei Geschechtszellen auf verschiedene Individuen (Männchen und Weibchen) erfolgt. Diese sind es dann, welche zur geschlechtlichen Fortpflanzung schreiten, d. h. die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen abgeben, die sich mit einander vereinigen und die Befruchtung vollziehen.

In wie nahe Beziehung hier übrigens die Befruchtung (Amphimixis) zur Fortpflanzung oder, wie wir im Fall der Metazoen besser sagen, zur Entwicklung getreten ist, geht daraus hervor, dass das Theilungsorgan für die eine (die weibliche) Zelle von der anderen (der männlichen) Zelle geliefert wird und ohne dieses die Vermehrung, d. h. die Theilung und Entwicklung der Eizelle nicht erfolgen kann, wenn wir nur den gewöhnlichen Verlauf der Embryonalentwicklung in Betracht ziehen und von der natürlichen wie künstlichen (experimentellen) Parthenogenese absehen.

Vielleicht würde es nahe liegen, bei einer Besprechung des Wesens der Befruchtung und dem nicht zu umgehenden Vergleich mit den entsprechenden Verhältnissen der Protozoen auch deren Theilungen heranzuziehen und sie mit denjenigen der somatischen Zellen des Metazoenkörpers in Vergleich zu setzen, womit auch der Unterschied zwischen somatischen und Geschlechtszellen zu erörtern und weiterhin etwaige Beziehungen der geschlechtlichen zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Metazoen festzustellen wären; doch möchten wir auf diese Betrachtungen verzichten, um unsere Ausführungen nicht allzu umfangreich zu gestalten, zumal sie nicht in so ganz directem Zusammenhang mit diesen stehen und sich zum Theil noch an anderer Stelle Gelegenheit finden wird, näher auf sie einzugehen.

Anhang.

Theorien der Vererbung.

Durch Vermittlung der Keimzellen werden die erblichen Eigenschaften von den Eltern auf die Nachkommen übertragen. Hier tritt uns das Problem der Vererbung entgegen, und wenn wir auch dasselbe nur flüchtig berühren wollen, so kommt es uns doch zu, einen kurzen Ueberblick der diesbezüglich aufgestellten Theorien zu geben.

Die Frage der Vererbung reducirt sich — wenn wir sie des mystischen Nimbus, der ihr in gewisser Hinsicht anhaftet, entkleiden — auf die von van Bambeke formulirte Frage: „Pourquoi nous ressemblons à nos parents?" Es ist die Wiederkehr bestimmter, typischer, formbildender Processe, welche, vom befruchteten Ei beginnend, zur Erzeugung geschlechtsreifer Individuen von bestimmter Gestalt führen. Herbst bezeichnet als Vererbung „den Gesammtcomplex jener typisch auf einander folgenden morphogenetischen Processe, welche vom befruchteten Ei schliesslich wieder zur Entstehung von reifen Eiern und Spermatozoen führen. Kommen letztere wieder in dieselben Bedingungen, d. h. wird ihre Vereinigung ermöglicht, und sind auch für das befruchtete Ei die äusseren Bedingungen dieselben, so ist klar, dass aus dem letzteren wieder dasselbe hervorgehen, d. h. wieder dieselbe Kette von Ursachen und Wirkungen vom Ei bis zum Ei resp. Spermatozoon durchlaufen werden muss." Es ist einleuchtend, dass die Lösung dieser Frage in der Richtung einer gewissen constitutiven Continuität zu suchen ist, welche zunächst auf dem körperlichen Zusammenhang, der zwischen Eltern und Nachkommen besteht, beruht. Schon seit Langem hat man daher auf den Zusammenhang hingewiesen, der zwischen den Phänomenen der Vererbung und den gewöhnlichen Wachsthumsprocessen besteht. „Auch wer sonst nur wenig auf die Pflanzenwelt achtet" — sagt Karl Ernst von Baer —, „hat sich wohl nach der Lösung des Geheimnisses gesehnt, wie aus dem Samenkorne ein neuer Baum aufschiesst. Dass aber ein Baum jährlich Knospen treibt und aus diesen Knospen Aeste hervorwachsen, regt selten die Wissbegierde des Nicht-Naturforschers auf, — und doch ist der Unterschied fast nur der, dass jene Entwicklung in der Erde von uns nicht gesehen, diese über der Erde vor unseren Augen vorgeht. — Ebenso findet man es nicht wunderbar, dass jeder Mensch, den wir um uns erblicken, jedes Thier und jede Pflanze sich ernährt und wenigstens eine Zeit des Lebens hindurch wächst. Die Ernährung ist aber nichts als stete Umbildung. Der Mensch von heute ist schon nicht ganz mehr der Mensch von gestern. Das Wachsthum ist Ernährung mit Bildung von neuer Körpermasse — in der That eine fortgesetzte Zeugung, und die Zeugung ist nichts als der Anfang eines individuellen Wachsthums." Und Darwin sagt: „Vererbung muss einfach als eine Form von Wachsthum angesehen werden, ebenso wie die Theilung einer niedrig organisirten einzelligen Pflanze." Ebenso wie das Wachsthum und die damit verbundene Ausbildung der Form auf constitutiven Eigenthümlichkeiten des wachsenden Theiles beruht, so ist die Vererbung in der Constitution des Keimes gelegen. Mit Recht sagt Haeckel: „Lediglich die partielle Identität der specifisch con-

stituirten Materie im elterlichen und kindlichen Organismus, die Theilung dieser Materie bei der Fortpflanzung ist die Ursache der Erblichkeit.“ Man hat desshalb vielfach darauf hingewiesen, dass die specifischen Eigenschaften der Organismen den Keimen ebenso inhäriren müssen wie den ausgebildeten Formen. „In dem Hühnerei sagt Nägeli, „ist die Species ebenso vollständig enthalten als im Huhn, und das Hühnerei ist vom Froschei ebenso weit verschieden als das Huhn vom Frosch.“

Hierbei tritt uns die Thatsache entgegen, dass die vielfach so hochcomplicirten Gestaltbildungen der entwickelten Form in dem Keime in keiner Weise zu erkennen sind. Sie sind in dem letzteren im latenten Zustande enthalten. Eine Theorie der Vererbung hätte sich demnach zunächst mit zwei Fragen zu beschäftigen:

I. Wie kommt der Keim (Keimzelle, Knospe, regenerirendes Gewebe etc.) dazu, die Merkmale der ausgebildeten Form im latenten Zustande zu enthalten? und

II. Auf welche Weise wird aus diesem undifferenzirten (rückdifferenzirten) Anfange die ausgebildete Form entwickelt?

Die Lösung der ersteren Frage würde, streng genommen, dem Gebiete der Oogenese, Spermatogenese etc. angehören, und in der That hat man von daher gewisse Gesichtspunkte bezogen, z. B. die Lehre von der Continuität der Keimzellen resp. des Keimplasmas, die Erkenntniss der Ursachen für die polare Differenzirung der Eizelle etc. Immerhin war der Umstand, dass man für die Merkmale des ausgebildeten Zustandes keine bestimmten Theilchen des Keimes als Anlagen desselben aufzufinden im Stande war, der Entwicklung unserer Kenntnisse auf diesem Gebiete wenig förderlich. Eine eigentliche Theorie der Frage hat nur Darwin in seiner „provisorischen Hypothese“ der Pangenesis aufgestellt, indem er annahm, dass die Zellen des Körpers neben der Fortpflanzung durch Theilung noch eine zweite, bisher unbekannt gebliebene Art der Vermehrung besässen, welche darin bestünde, dass sie immerfort kleinste Theilchen (Zellenkeimchen, gemmules) von sich abstossen, die sich im ganzen Körper zerstreuen und daher gewissermaassen allgegenwärtig sind. Dieser Transport der Keimchen sollte entweder durch die Blutbahnen oder von Zelle zu Zelle geschehen, da er sich ja auch bei Organismen vorfindet, für welche Blutbahnen nicht in Frage kommen können. Die Keimchen sind mit der Fähigkeit begabt, sich durch Theilung zu vermehren. Sie sollen sich später unter bestimmten Bedingungen zu Zellen derselben Art entwickeln können oder, indem sie in andere Zellen eindringen, die Gestaltungsvorgänge derselben beeinflussen. In den Keimzellen werden die Zellenkeimchen aller Arten angesammelt. Die Keimzelle enthält demnach einen „Extract des elterlichen Organismus“, und die Vorgänge der Entwicklung beruhen sodann auf einer gesetzmässigen Aufeinanderfolge in der Activirung der Zellenkeimchen.

Die schwierige Frage, in welcher Weise es denn geschehe, dass die Keimchen stets zur richtigen Zeit und am richtigen Orte zur Entwicklung kommen (die Achillesferse aller Hypothesen, die mit derartigen repräsentativen Theilchen operiren) suchte Darwin durch die Annahme einer gewissen Affinität der Keimchen (wir würden jetzt von Cytotaxis oder Chemotaxis sprechen) zu denjenigen Zellen, welche ihnen in der Entwicklung voraus gehen, zu lösen. Jede Zelle

beeinflusst die gesetzmässige Anordnung und Activirung der Keimchen derjenigen Zellen, welche in der Ontogenese sich räumlich und zeitlich an die betreffende Zelle anschliessen.

Die DARWIN'sche Hypothese der Pangenesis ist zum Ausgangspunkt einer ganzen Reihe moderner Theorien geworden. Sie gibt sich als rein formale Lösung der Frage und musste von jenen Auffassungen überflügelt werden, welche sich in engere Beziehung zu den thatsächlich zu beobachtenden Vorgängen stellten. Ihre Bedeutung beruht in der umfassenden Zusammenstellung aller jener Phänomene, welche unter einheitlichem Gesichtspunkte zu lösen unternommen wurden. Durch die Annahme repräsentativer Theilchen im Keime, welche den einzelnen Zellen des ausgebildeten Zustandes entsprechen, ist sie zur Stammmutter aller jener modernen Theorien geworden, welche auf präformationistischem (evolutionistischem) Standpunkte stehen.

Nach DARWIN war der entwicklungsfähige Keim in jedem einzelnen Falle gewissermaassen eine Neubildung, dadurch zu Stande gekommen, dass das ausgebildete Individuum alle seine Merkmale und Eigenschaften in den Keim zurück verlegte. Bei einer derartigen, von Fall zu Fall sich wiederholenden Neuschaffung der Keimsubstanz musste eine Vererbung der während des Lebens von dem Individuum erworbenen Eigenschaften leicht verständlich erscheinen. Alle anderen Theorien haben von einer Genese der Keimsubstanz in diesem Sinne abgesehen und suchten das Wesen der Vererbung durch die Annahme einer mehr directen Uebertragung gewisser Eigenthümlichkeiten zu erklären, sei es, dass man dieselbe durch die Annahme einer gewissen Analogie mit den Erscheinungen der Erinnerung und des Gedächtnisses dem Verständniss näher zu bringen suchte (HERING), sei es, dass man — wie HAECKEL in seiner „Perigenesis der Plastidule“ annahm — dieselbe auf die Uebertragung gewisser Bewegungsformen zurück führte, sei es, dass man dieselbe durch die Uebertragung gewisser constitutiver Verhältnisse oder Structuren zu erklären suchte, welche entweder allen Zellen des Körpers in gleicher Weise zukommen oder aber von Keimzelle zu Keimzelle weiter vererbt werden sollten. Da im Falle der Annahme einer derartigen Continuität die Structur des Ausgangspunktes der Entwicklung nicht erst einer besonderen Herstellung bedurfte, so war die erste der beiden oben erwähnten Fragen gewissermaassen in kurzem Wege erledigt oder aus der Welt geschafft, und es blieb nur mehr die zweite zu beantworten übrig. Die Theorie der Vererbung war ihrem wesentlichen Inhalte nach zu einer Theorie der Entwicklung geworden. Allerdings ist der Kreis von Fragen für die erstere noch immer ein weiterer. Sie hat die Mischung der Charactere bei amphigoner Zeugung und die latent bleibenden Eigenschaften der Organismen, die Erscheinungen des Atavismus, die Erklärung des Auftretens von Variationen etc. zu berücksichtigen. „Nicht die Gleichheit“ — sagt KERSCHNER —, „sondern die Ungleichheit zweier zusammenhängender Eikreise, ihrer Theile ist das Erklärungsbedürftige.“

In directem Anschlusse an DARWIN's Hypothese der Pangenesis sind die Ansichten von GALTON und von BROOKS zu erwähnen. GALTON hat in die Hypothese ingeniöse Veränderungen eingeführt, die sich vielfach wie Vorahnungen der später hauptsächlich von WEISMANN vertretenen Ansichten ausnehmen. GALTON verwirft den ganzen ersten

Theil der Darwin'schen Conception: die Entstehung der Keimchen aus den Körperzellen und ihren Transport nach den Keimzellen, und Hand in Hand hiermit muss er auch die Vererbung erworbener Eigenschaften der Hauptsache nach in Abrede stellen. Nur eine schwache Vererbung derselben wird auf Grund besonderer Hilfsannahmen zugegeben. Das in einer Keimzelle vorhandene Capital an Keimchen wird als „stirp" bezeichnet. Dasselbe theilt sich zu Beginn der Ontogenese in einen Theil, der in die Körperzelle übergeht, um dort wenigstens theilweise bei den Differenzirungsvorgängen aufgebraucht zu werden, und einen Ueberrest (residue of the stirp), welcher direct in die Keimzellen des in Entwicklung begriffenen Individuums übertragen wird und eventuell bei einer späteren Ontogenese in Activität tritt. Es ist hier nicht der Ort, näher auszuführen, wie Galton durch die bei der sexuellen Zeugung eintretende Einführung neuer Keimchen in das Ei, durch die bei Beginn der Ontogenese erfolgende Auswahl unter denselben und durch ihren nach einseitiger Richtung sich vollziehenden Verbrauch etc. gewisse Erscheinungen der Vererbung, das Auftreten von Variationen u. A., zu erklären suchte.

Brooks hat gewisse Abänderungen der Darwin'schen Hypothese vorgeschlagen, hauptsächlich mit Rücksicht auf die Erklärung der Erscheinungen der Variation, für welche er in erster Linie die Vorgänge der geschlechtlichen Zeugung in Anspruch nimmt. Nach ihm werden von den Körperzellen nicht immer neue Keimchen producirt, sondern nur dann, wenn dieselben — hauptsächlich unter dem Einflusse geänderter äusserer Bedingungen — sich verändern. Diese Keimchen sammeln sich vorwiegend in den männlichen Keimzellen an. Brooks erblickt in der Eizelle das conservative Princip, in der Samenzelle den Träger der Variation und stützt sich auf die mehrfach zu beobachtende Thatsache, dass bei gewissen Abänderungen dem männlichen Geschlecht eine führende Rolle zuzukommen scheint.

Grossen Einfluss auf die weitere Entwicklung der Anschauungen haben die Ausführungen Nägeli's gewonnen. Sein System nennt sich eine „mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre"; es beruht aber dem Wesen nach auf rein speculativer Grundlage und erinnert in vieler Hinsicht an Darwin's Pangenesis, mit welcher es die Annahme repräsentativer Anlagen gemein hat. Nägeli fusst zunächst auf der Vorstellung von dem micellaren Aufbau des Protoplasmas. Das Protoplasma besteht aus krystallähnlichen, organischen Molekülgruppen, sog. Micellen, welche durch Wasserhüllen von einander geschieden sind. Neue Micellen entstehen durch eine Art von Krystallisationsprocess aus Nährlösungen unter dem Einflusse der schon vorhandenen Micellen, und auf diesem Process beruht das Wachsthum der protoplasmatischen Massen. Alle höheren Organismen bestehen aus zweierlei Protoplasmasorten, von denen die eine — das Idioplasma — alle Gestaltbildung beherrscht und als Träger oder stoffliche Grundlage der Vererbungstendenzen betrachtet wird. Das Idioplasma repräsentirt die Summe sowohl der in die Erscheinung tretenden als auch der latenten Anlagen, während das Ernährungsplasma (Trophoplasma oder Morphoplasma) das Material liefert, aus welchem die Organe des Körpers unter der Leitung des Idioplasmas aufgebaut werden. Das Idioplasma dachte sich Nägeli als ein netzförmig verzweigtes, den ganzen Körper durchziehendes System von

Strängen, welches sich von Zelle zu Zelle, durch Poren der Zellmembran hindurch dringend, ausbreitet. Diese Stränge haben einen ungemein complicirten Bau, indem sie in besonderen Micellreihen die Anlagen für sämmtliche Bildungen des Körpers enthalten, derart, dass in jedem Querschnitt alle Anlagen angetroffen werden. Die Structur des Idioplasmas ist eine phylogenetische, und es erklärt sich hieraus, dass bei der Ontogenese die einzelnen Micellreihen in der gleichen Reihenfolge in Activität treten, in der sie im Laufe der Phylogenese entstanden sind. Die Ontogenese wird auf eine regelmässige Aufeinanderfolge bestimmter und von einander abhängiger Ernährungs- und Spannungszustände der einzelnen Micellreihen zurück geführt, welche auf diese Weise in Erregung gerathen und nun durch Beeinflussung des Trophoplasmas die Entstehung der ihnen entsprechenden Bildungen veranlassen. Die gesamte Ontogenese hat cyklischen Character. Sie führt durch eine gesetzmässige Aufeinanderfolge von Spannungsdifferenzen schliesslich zu einem Gleichgewichtszustand, durch welchen das Idioplasma wieder den Character des ursprünglichen Keimplasmas erhält.

Die Vererbung beruht nach Nägeli auf der directen Uebertragung des specifisch construirten Idioplasmas, welches während der Ontogenese keine Aenderungen seines Baues erfährt, sondern nur in verschiedene Spannungs- und Bewegungszustände eintritt und sich wie in allen übrigen Zellen des Körpers so auch in den Keimzellen wiederfindet.

Die Vererbung ist aber keine vollkommene, denn das Idioplasma kehrt in den Keimzellen nicht absolut zum ursprünglichen Zustande zurück, vielmehr ist dasselbe ein perpetuum variabile. Auf diesen allmäligen Veränderungen des Idioplasmas beruht die Phylogenese. Sie sind zum Theil zurück zu führen auf ursprünglich locale Veränderungen, die das Idioplasma in Folge von äusseren Einwirkungen erleidet, und die sich allmälig über sämmtliche Theile desselben ausbreiten (Anpassungsveränderungen), zum grössten Theile jedoch auf autonome oder Vervollkommnungsveränderungen, bei welchen durch innere Ursachen eine mannigfaltigere Gliederung der idioplasmatischen Micellreihen und somit eine fortschreitende Vermehrung der Anlagen erzielt wird.

Die Annahme complicirter Structuren als Träger der Vererbungs- und Entwicklungserscheinungen schien durch die Entdeckungen der siebziger und achtziger Jahre des verflossenen Jahrhunderts auf dem Gebiete der Zellen- und Befruchtungslehre gestützt zu werden. Sie haben den Ausbau der Vererbungstheorien wesentlich beeinflusst. Man lernte den äusserst complicirten Mechanismus der mitotischen Kerntheilung näher kennen, und hier war es besonders die von Flemming und später von Balbiani und Pfitzner beschriebene Längsspaltung der Kernschleifen und die dadurch erzielte Constanz der Zahl der Chromosomen, welche den Gedanken nahe legte, es sei der Zweck dieses umständlichen Mechanismus in einer möglichst exacten Vertheilung der Kernqualitäten zu erblicken (Roux). Von besonderer Bedeutung waren des Weiteren die Entdeckungen, die zu einer genaueren Kenntniss des Befruchtungsvorganges führten. Auch hier trat die Rolle des Zellkerns wesentlich in den Vordergrund. Man erkannte das Wesen des Befruchtungsvorganges in einer Copulation

der Kerne (O. Hertwig und Fol)*). Es trat die schon von Weismann 1873 behauptete physiologische Gleichwerthigkeit der männlichen und weiblichen Keimzellen immer mehr in den Vordergrund, wobei besonders die Gleichartigkeit der Geschlechtskerne auffallend hervortrat, während die Menge des von den beiderlei Keimzellen beigesteuerten Zellplasmas eine sehr verschiedene war. Wurde doch von manchen Seiten (Kölliker, Strasburger) behauptet, dass bei der Befruchtung von Seiten des männlichen Elements überhaupt nur der Kern überwandere. War schon von dieser Seite die Aufmerksamkeit auf den Kern als den Träger der erblichen Anlagen gelenkt, so trat diese Auffassung noch mehr hervor, als durch van Beneden der Nachweis erbracht wurde, dass bei der Befruchtung die gleiche Zahl von Kernschleifen väterlicher und mütterlicher Provenienz zusammentreten, um den ersten Furchungskern zu bilden und dass bei der nachfolgenden Ontogenese dies von beiden Eltern stammende Erbtheil auf jede Zelle des Körpers übertragen werden müsse (vgl. p. 684).

Auf Grund dieser Befunde wurde von Strasburger, O. Hertwig, Weismann, Kölliker u. A. das Chromatin des Kerns als Träger der erblichen Anlagen, als das Idioplasma Nägeli's in Anspruch genommen.

Diese Ansicht erhielt eine weitere Stütze durch die genauere Erkenntniss der Reifungsvorgänge der Keimzellen. Schon Bütschli hatte die Ausstossung der Richtungskörperchen als einen Zelltheilungsvorgang erkannt, und durch ihn, sowie durch Giard, O. Hertwig und Fol wurde beobachtet, dass es sich hier um einen mitotischen Kerntheilungsvorgang handele (vgl. p. 539 u. 554). Man glaubte ein Verständniss für die Bedeutung dieser vorbereitenden Theilungen gewonnen zu haben, als man beobachtete, dass die bei der Befruchtung mit einander copulirenden Kerne nur je die Hälfte der normalen Zahl von Chromosomen enthalten. Schon Strasburger hatte die Bedeutung der Ausstossung der Richtungskörperchen in einer Reduction der Masse des Idioplasmas auf die Hälfte erblickt, und in ähnlicher Weise sieht O. Hertwig in diesem Vorgang eine Einrichtung zur Verhinderung der Summirung der Erbmasse, während nach Weismann dabei die Elimination besonders structurirter Theile des Idioplasmas (Ahnenplasmen) bezweckt sei. Von Bedeutung wurde die von Platner und O. Hertwig geförderte Erkenntniss, dass auch bei der Reifung der männlichen Keimzelle durch einen ganz homologen Vorgang die gleiche Reduction erzielt werde, wie im Ei, sowie ferner die durch Blochmann, Weismann und Ishikawa festgestellte Thatsache, dass bei parthenogenetischen Eiern in der Regel die erwähnte Reduction der Schleifenzahl unterbleibt, indem hier nur ein Richtungskörper (der erste) gebildet wird, während die zweite Reifungstheilung, durch deren eigenartigen Mechanismus die Reduction gewöhnlich zu Stande kommen soll, hier unterbleibt, welcher Regel allerdings gewisse Ausnahmen gegenüber stehen (vgl. hierzu auch p. 570 ff., 572 u. 613 ff.).

Es muss noch erwähnt werden, dass auch die Anschauungen über die feinste Zusammensetzung des Protoplasmas gegenüber der Auffassung Nägeli's von dem micellaren Aufbau desselben einer allmäligen Aenderung unterlagen. Schon Brücke hatte 1861 darauf hingewiesen, dass wir der lebenden Substanz neben der molecularen

*) Man vgl. hierzu auch p. 652 u. 675 ff.

Zusammensetzung ihrer chemischen Constituenten noch einen complicirteren Bau zuschreiben müssen, welcher das Wesen der Organisation ausmache. Man wurde dazu geführt, dem Protoplasma eine Zusammensetzung aus kleinsten Lebenselementen zuzuschreiben, welche von de Vries als Pangene, von Wiesner als Plasome, von Weismann als Biophoren bezeichnet wurden, wie denn auch ähnliche Anschauungen der Altmann'schen Granulalehre zu Grunde liegen. Diese kleinsten Träger der Lebenseigenschaften haben zwar sämmtlich die allgemeinen Functionen des Lebens (Assimilation, Wachsthum, Vermehrung durch Theilung etc.) gemeinsam, sind aber im Uebrigen von grosser Mannigfaltigkeit; denn auf ihrer Verschiedenheit beruhen die Differenzen im Bau und der Function aller protoplasmatischen Gebilde, also der Zellen und Zellorgane. Vor Allem musste eine derartige Zusammensetzung für das Idioplasma in Anspruch genommen werden.

Wir haben im Vorhergehenden in Kurzem die Grundlagen angeführt, welche — theils der Beobachtung entnommen, theils mehr speculativer Natur — den modernen Vererbungstheorien zur Stütze dienen. In den Jahren 1881—1892 treten uns vor Allem zwei Forscher entgegen, welche, in ihren Anfängen sich gegenseitig mehrfach beeinflussend, an dem Ausbau dieser Theorien beschäftigt sind: de Vries und Weismann. Beiden sind gewisse Grundlagen gemeinsam. Wenn wir die Ansichten Weismann's in den Vordergrund stellen, so tritt uns zunächst die Scheidung von Keimplasma und somatischem Plasma entgegen. Nach der von Weismann begründeten (wenn auch schon von Jäger, Rauber und M. Nussbaum angebahnten) Lehre von der Continuität des Keimplasmas wird diese Substanz, welche, dem Idioplasma Nägeli's vergleichbar, als Träger aller erblichen Eigenschaften zu betrachten ist, durch die Keimbahnen hindurch unverändert von Generation zu Generation übertragen, während sie gleichzeitig in jedem Individuum in den somatischen Parthien des Körpers die entsprechenden Charactere zur Entfaltung bringt. Diese Auffassung konnte nur dann zu Grunde gelegt werden, wenn man die Lehre von der Beeinflussung des Keimplasmas durch „somatogene“ Eigenschaften verwarf. Es ist das hohe Verdienst Weismann's, zuerst mit Klarheit und Consequenz auf die Grundlosigkeit der dem Laien nahe liegenden und lieb gewordenen Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften hingewiesen und gezeigt zu haben, dass die Thatsachen der Vererbung und Entwicklung sich auch ohne diese Annahme erklären lassen. Indem auf diese Weise die Forderung in Wegfall kam, einen Punkt aufzuklären, der der Vorstellung fast unüberwindliche Schwierigkeiten bereitet, wurde die Theorie der Vererbung um ein Wesentliches entlastet. Aehnlich wie bei Galton konnte nun von dem bei Darwin angenommenen Transport der Keimchen und ihrer Sammlung in den Keimzellen abgesehen werden. Indem das Keimplasma als ein gegebener Grundstock angesehen wurde, blieben die Erscheinungen der Entfaltung der Merkmale aus demselben, also die Phänomene der Ontogenese resp. das Latentbleiben derselben, ferner der ganze Kreis der mit der Amphimixis zusammenfallenden Erscheinungen, das Auftreten blastogener Variationen u. A. zu erklären.

Als Sitz des Keimplasmas wird die chromatische Substanz in den Kernen der Fortpflanzungszellen resp. der Keimbahnen in Anspruch genommen. In wie weit die übrigen Zellen des Körpers den gesammten

Grundstock des Keimplasmas in ihren Kernen mit führen, darüber gehen die Ansichten von de Vries und Weismann aus einander.

De Vries neigt sich der Auffassung zu, dass sämmtliche oder doch weitaus die meisten Zellen des Körpers die vollständige Erbmasse, d. h. die Fähigkeit zur Entwicklung aller Anlagen, in ihren Kernen enthalten. Dieselbe besteht aus der Summe der für die betreffende Species characteristischen „Pangene". Unter dem Namen „Pangene" begreift de Vries kleinste Lebenseinheiten der Vererbungssubstanz, welche als Anlagen verschiedener Eigenschaften der Zellen zu betrachten sind. Alle die verschiedenen, unzähligen und unendlich mannigfaltigen Merkmale der ausgebildeten Individuen sind auf die verschiedenen Combinationen dieser primären Eigenschaften zurückzuführen, welche als von einander unabhängig und in der verschiedensten Weise mischbar gedacht werden. Auf diese Art lässt sich die unendliche Mannigfaltigkeit im Reiche der Organismen aus verschiedenen Zusammenstellungen einer endlichen Zahl von ungleichen Pangenen erklären. De Vries bezieht sich zur Begründung dieses Gedankens auf die scheinbare Unabhängigkeit im Auftreten von Merkmalen bei verschiedenen Formen, auf gewisse Erscheinungen der Bastardirung, auf das selbstständige Variiren einzelner Merkmale etc. Mit Rücksicht auf diese, von de Vries angenommene Unabhängigkeit und freie Mischbarkeit der Eigenschaften verwirft er den Gedanken einer bestimmten Gruppirung der Pangene im Kern oder einer Zusammenordnung derselben zu höheren Einheiten.

So lange die Pangene sich im Kern befinden, sind sie im Allgemeinen inactiv. Sie treten erst in Wirksamkeit, indem sie in gesetzmässiger Weise aus dem Kern in das Zellplasma auswandern. Dass sich hierbei der Bestand der Pangene im Kern nicht erschöpft, erklärt sich aus der Fähigkeit der Vermehrung der Pangene durch Theilung. Es sind immer nur ganz wenige und bestimmte Pangene, welche im gegebenen Moment aus dem Kern in das Zellplasma übertreten, und, indem sie sich dort durch Theilung vervielfältigen und activ werden, die Gestaltungsprocesse der betreffenden Zelle beherrschen. Diese Conception, welche von Weismann übernommen wurde, führte de Vries zur Aufstellung der Bezeichnung „intracelluläre Pangenesis" für den Grundgedanken seiner Lehre.

Im Uebrigen hat de Vries auch darauf hingewiesen, dass gewisse Zelleigenschaften resp. Zellorgane, wie Trophoplasten, Vacuolen etc. direct vom Zellleib der Mutterzelle auf ihre Descendenten ohne Intervention besonderer, im Kern befindlicher Anlagen vererbt werden können, in ähnlicher Weise, wie dies in neuerer Zeit von Doflein ausgeführt wurde.

Während de Vries nur die allgemeineren Principien einer Theorie der Vererbung entwarf, hat Weismann in Jahre langer, immer fortgesetzter Gedankenarbeit ein bis ins Detail ausgearbeitetes Gebäude einer solchen entworfen, welches in seinem Werke „Das Keimplasma, 1892" eine zusammenfassende Darstellung fand. Weismann fusst hierbei vor Allem auf der Annahme einer hoch complicirten Architectonik des Keimplasmas und dessen gesetzmässiger Zerlegung durch qualitativ ungleiche Kerntheilung.

Weismann ist im strengsten Sinne Präformationist. Für ihn erklärt sich die unendliche Mannigfaltigkeit im Bau des ausgebildeten Individuums aus einer entsprechenden Complication in der Zusammensetzung des Keimplasmas. Jedes einzelne, erblich übertragbare und

durch die Fähigkeit selbstständiger Variation ausgezeichnete Merkmal der ausgebildeten Form ist im Keim durch eine besondere Anlage (Determinante) repräsentirt, welche die betreffende Bildung aus sich durch innere Ursachen zur Entfaltung bringen kann. Ebenso erklärt sich die ganze wundervolle Gesetzmässigkeit im Ablauf der Ontogenese aus der complicirten Structur des Keimplasmas und aus besonderen, für diesen Zweck vorgesehenen Mechanismen. Während DARWIN für die harmonische Entfaltung der einzelnen, nach einander zur Ausbildung kommenden Anlagen eine Affinität der Keimchen zu den bereits entwickelten Zellen in Anspruch genommen hat, beruht nach der Keimplasmatheorie von WEISMANN die ganze, von einfacheren zu immer complicirteren Zuständen fortschreitende Ontogenese auf einer schon im Keimplasma vorher bestimmten gesetzmässigen Zerlegung des Anlagenplasmas in entsprechende Anlagengruppen und auf einer successive erfolgenden Activirung der einzelnen Anlagen. Hierbei spielt in Ausführung eines von ROUX geäusserten Gedankens für die gesetzmässige Zerlegung des Anlagenplasmas die bei jeder Mitose erfolgende Längsspaltung der Chromosomen die Hauptrolle. Sie soll vielfach eine differentielle, d. h. erbungleiche sein, so dass den beiden Tochterzellen Idioplasma von verschiedener Zusammensetzung übertragen wird. Für WEISMANN beruhen demnach die gesetzmässigen ontogenetischen Veränderungen des Idioplasmas, wie sie mit der Theilung der Eizelle beginnen und mit dem natürlichen Tode des Organismus ihr Ende finden, auf rein inneren, d. h. in der physischen Natur des Idioplasmas liegenden Ursachen, und zwar so, dass mit jeder Qualitätsänderung des Idioplasmas auch eine Kerntheilung einher geht, bei welcher die differenten Qualitäten sich in die beiden Spalthälften der Chromatinstäbchen aus einander legen. Eine solche gesetzmässige Zerlegung des Keimplasmas ist aber nur denkbar, wenn die einzelnen Anlagen und Anlagengruppen in demselben von Anfang an eine bestimmte Lage zu einander einnehmen. Es wird dem Keimplasma, ähnlich wie von NÄGELI, eine phylogenetisch erworbene, complicirte Architectonik zugeschrieben.

Jedes einzelne, erblich übertragbare Merkmal, durch welches eine Species sich von einer anderen, ein Individuum von einem anderen unterscheidet, muss durch eine besondere Anlage (Determinante) im Keimplasma vertreten sein. Denn dieses Merkmal, z. B. ein Muttermal, ein Grübchen der Haut an bestimmter Stelle, ein besonders gefärbter Fleck auf einem Schmetterlingsflügel etc. ist ja nur dadurch entstanden, dass die betreffende Stelle unabhängig von den übrigen Körperparthien sich verändert hat. Da aber nur blastogene Variationen erblich übertragbar sind, so müssen im Keimplasma gesonderte Anlagen für die betreffenden Theile vorhanden sein. Diese werden als Determinanten bezeichnet und sind im Allgemeinen als Gruppen von Biophoren aufzufassen. Mit dem Namen Biophoren bezeichnet WEISMANN ungefähr dasselbe wie DE VRIES mit dem Namen Pangene; es sind kleinste Lebenseinheiten, die alles Plasma zusammensetzen und in inactivem Zustande im Idioplasma als Träger von Zelleigenschaften aufgefasst werden. Für die Activirung dieser Qualitäten nimmt WEISMANN mit DE VRIES an, dass die Biophoren aus dem Kern auswandern und sich im Zellplasma vermehren. Während demnach die Biophoren als die repräsentativen Theilchen für Zelleigenschaften zu betrachten sind, werden wir in den Determinanten

meist die Bestimmungsstücke für ganze Zellen resp. für Zellgruppen zu erblicken haben. Die Determinante muss sich in ihre Biophoren auflösen, um die ihr inhärirenden Qualitäten zur Entfaltung zu bringen. Dass die Auflösung der verschiedenen Determinanten je in einem ganz bestimmten Momente erfolgt, nämlich dann, wenn dieselben in jene Zelle gelangt sind, die sie zu bestimmen haben, das erklärt sich aus einer für jede Determinante genau normirten Inactivitätsperiode oder, wenn man so will, aus einem für die verschiedenen Determinanten verschieden lang dauernden Reifungsprocess derselben.

Es ergibt sich hieraus ein sehr complicirter Bau des Keimplasmas. Doch werden wir nicht annehmen müssen, dass jede einzelne Zelle des Körpers durch eine besondere Determinante vertreten sein muss. Da die Determinanten die Fähigkeit haben, sich durch Theilung zu vervielfältigen, so können viele gleichartige Zellen, z. B. die rothen Blutkörperchen, nur durch eine Determinante im Keimplasma vertreten sein, und dieser Gesichtspunkt dürfte wohl für viele Fälle Anwendung finden. Es müssen aber dann die relativen Lagerungsbeziehungen der Determinanten im Keimplasma ganz andere sein als die der entsprechenden entwickelten Gebilde. Das Keimplasma enthält also nicht etwa ein Miniaturbild der ausgebildeten Form.

Die Determinanten gruppiren sich zu höheren Einheiten. Der Gesammtcomplex aller Determinanten, welche zusammen alle Zellen des Körpers bestimmen, also ein Individuum zu liefern im Stande sind, wird von Weismann als Id bezeichnet. Das Id enthält somit die Summe aller Anlagen, welche zur Herstellung eines Individuums nothwendig sind. Nach gewissen Ueberlegungen, die hauptsächlich aus einer Betrachtung der Verhältnisse bei der geschlechtlichen Fortpflanzung und gewisser Vererbungsphänomene erflossen, nimmt Weismann in jeder Keimzelle eine grössere Zahl von Iden an. Er vermuthet die Ide in den färbbaren Microsomen der Kernschleifen (Chromosomen = Idanten). Jedem Id kommt eine historisch überlieferte Architectur zu, und es hat die Fähigkeit, sich durch Theilung zu vermehren, wodurch dann — wie bei der Längsspaltung der Chromosomen — identische Ide erzeugt werden.

Die Ontogenese beruht auf einer gesetzmässigen Zerlegung des Ids in immer kleinere Determinantengruppen, wobei für die gesetzmässige Vertheilung derselben in erster Linie maassgebend ist die ererbte Architectur des Keimplasmas, in zweiter Linie die ungleich rasche Vermehrung der verschiedenen Determinanten und gewisse Kräfte der Anziehung, welche die Determinanten in ihrer Lage erhalten. Durch diese Annahmen werden die Erscheinungen der normalen Ontogenese in befriedigender Weise erklärt.

Die Theorie leistet aber noch mehr. Es ist hier nicht der Ort, näher auszuführen, wie durch die Annahme einer grösseren Zahl von Iden und der mannigfaltigen Art ihres Zusammenwirkens bei der Entwicklung eine ganze Anzahl von Erscheinungen der Vererbung bei amphigoner Fortpflanzung in einer Weise sich erklären lassen, welche die Leistungsfähigkeit der Theorie in bestem Lichte zeigt. Nur in Kurzem kann angedeutet werden, dass Weismann die beim Reifungsprocess der Keimzellen eintretenden Reductionstheilungen und die Vereinigung der Keimzellen bei amphigoner Zeugung als ein Mittel betrachtet, um immer neue Id-Combinationen herzustellen und somit dem Selectionsprocess ein immer neues Material von unter

einander verschiedenen Individuen darzubieten, so dass hierin der Zweck der Amphimixis (Vereinigung der Individuen bei amphigoner Zeugung) zu erblicken sei. Wenn somit die Amphimixis durch Herstellung immer neuer Combinationen als eine Quelle individueller Variation zu betrachten ist, so kann sie doch nicht die letzte Wurzel erblicher Variation sein. Letztere ist zu suchen in Schwankungen des Gleichgewichtes des Determinantensystems, welche auf ungleicher Ernährung resp. ungleicher Assimilationskraft der Determinanten beruht. Es sei erwähnt, dass Weismann unter Zugrundelegung dieser Annahme und durch Ausführung des Principes der Germinal-Selection (eines zwischen den Anlagen im Keimplasma zur Geltung kommenden Processes der Intraselection nach dem Muster des von Roux aufgestellten Principes des „Kampfes der Theile im Organismus") dazu geführt wurde, eine Erklärung der scheinbar als Folge von Gebrauch und Nichtgebrauch sich ergebenden Variationen, des Auftretens rein morphologischer Charactere, sowie bestimmt gerichteter Variation zu geben.

Die Erscheinungen des Vorwiegens der Merkmale eines der beiden Eltern in den Nachkommen, sowie die des Rückschlages und der latenten Vererbung lassen sich aus der ungleichen Wirksamkeit der verschiedenen Ide des Keimplasmas resp. der ihnen entstammenden homologen Determinanten bei der Bestimmung der Charactere erklären. Es wird somit ein bei jeder Ontogenese sich geltend machender Kampf der Ide angenommen, bei welchem die in grösserer Zahl vorhandenen oder mit grösserer Assimilationskraft begabten Determinanten in der Bestimmung der Merkmale das Uebergewicht erhalten. Mit Rücksicht auf den bei manchen Formen sich zeigenden Polymorphismus der Individuen (heteromorphe Ausbildung der Geschlechter, Generationswechsel etc.) musste das gelegentliche Vorkommen von Doppel-Iden resp. Doppel-Determinanten angenommen werden.

Aus diesem kurzen Ueberblick ergibt sich, dass unter Zugrundelegung der Weismann'schen Annahmen eine Fülle von Erscheinungen der Vererbung sich in befriedigender und einfacher Weise erklären lassen. Es sind darunter Erscheinungen complicirter Natur, die z. Th. bisher durch keine andere Theorie zu erklären waren. Dagegen musste Weismann mit Rücksicht auf die Phänome der Regeneration und der ungeschlechtlichen Fortpflanzung eine Hilfsannahme einführen. Da das Keimplasma bei der Ontogenese zerlegt und gewissermaassen aufgebraucht wird, so enthält das zum Zweck einer bestimmten Entwicklung activirte Keimplasma nur die Fähigkeit, die betreffenden Organe des Körpers einmal herzustellen. Wenn trotzdem ein Organ nach Verlust ersetzt werden kann oder durch Knospung neue Individuen entstehen, so muss man annehmen, dass den betreffenden Zellen der somatischen Bahnen für diesen Zweck besondere Ersatzdeterminanten, sog. Nebenidioplasma, mitgegeben sind, welche bestimmt sind, vorkommenden Falls der betreffenden Leistung vorzustehen. Die durch diese Annahme geschaffene Complication der Auffassung hat vielfach Bedenken erregt. Weismann ist daher auch bemüht, die Regenerationsfähigkeit der Individuen als eine zu besonderen Zwecken gezüchtete Fähigkeit hinzustellen, für welche demnach auch besondere Mechanismen vorgesehen sein konnten.

Die Ansichten Weismann's haben grossen Einfluss auf den weiteren Ausbau der Vererbungs- und Entwicklungstheorien ge-

wonnen. Eine ganze Anzahl von Forschern hat sich in zustimmendem Sinne geäussert. So hat vor Allem Roux bezüglich der Erklärung der Erscheinungen der Ontogenese bei normalem Ablauf Principien aufgestellt, die sich mit denen Weismann's vielfach berühren. Indem Roux die Ansicht Weismann's von der differentiellen Wirksamkeit der Mitose acceptirt, kommt er dazu, für die normale (directe oder typische) Form der Entwicklung die Mosaiktheorie (Theorie der Entwicklung aus selbstständigen, unabhängigen Theilen des Keimes) zu begründen, welche er allerdings zunächst nur für die vier ersten Blastomeren des Froscheies formulirte und mit gewissen Einschränkungen gelten liess, indem nebenbei immer correlative Processe angenommen werden. Letztere treten in besonderer Weise bei den Phänomenen der indirecten oder atypischen (correlativen) Entwicklung in Wirksamkeit, welche sich bei der Ausgleichung von Störungen der mannigfachsten Art, bei dem Ersatz von Theilen durch Regeneration und Postgeneration etc. geltend machen. Zur Erklärung der letzteren wird das Vorhandensein von Ersatzdeterminanten und Nebenidioplasmen angenommen.

Von anderer Seite haben die Lehren Weismann's vielfache Anfechtungen nach den verschiedensten Richtungen erfahren. So war es zunächst die Lehre von der Continuität des Keimplasmas resp. die Scheidung des Keimplasmas in eine somatische und propagative Hälfte, welche besonders bei den Botanikern, aber auch bei einer Reihe bedeutender Zoologen Widerspruch erregte. Doch hat gerade dieser Punkt durch Beobachtungen auf embryologischem Gebiete eine Stütze gewonnen, indem neuerdings in den verschiedensten Thiergruppen ein ausserordentlich frühzeitiges Auftreten der Keimzellenanlage im Embryo beobachtet werden konnte, so dass in manchen Fällen thatsächlich von einer directen Continuität der Keimzellen gesprochen werden kann. Besonders beweiskräftig nach dieser Richtung sind die von Boveri aufgeklärten und von Anderen bestätigten Differenzirungsprocesse im Keime der Nematoden, bei denen die Trennung von somatischen und Keimbahnzellen schon vom zweizelligen Furchungsstadium ab zu beobachten ist und durch gewisse Kernveränderungen (Chromatin-Diminution) erfolgt, Processe, welche wir oben (Allg. Th. p. 375) eingehender geschildert haben. Auch sonst ist es vielfach gelungen, gesonderte Keimbahnen durch Beobachtung direct nachzuweisen. Wir haben die einschlägigen Angaben oben (Allg. Th. p. 368 u. f.) zusammengestellt, so dass wir hier nicht ausführlicher auf dieselben zurück zu kommen genöthigt sind.

In engstem Zusammenhange mit der Lehre von der Continuität des Keimplasmas steht die vielumstrittene Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Der vielfach hervorgehobene Umstand, dass wir uns keinen Mechanismus denken können, durch welchen Veränderungen, die den Personaltheil des Individuums (das Soma) betreffen, die in den Keimzellen befindliche Anlagensubstanz derart beeinflussen können, dass aus ihr bei den folgenden Ontogenesen die nämliche Modification reproducirt wird, kann nach unserer Ansicht nicht gegen die Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften angeführt werden. Denn es handelt sich hier vielleicht nur um einen speciellen Fall des von Driesch formulirten Localisationsproblems, dessen Lösung wir bisher vergeblich suchen. Man kann nur sagen, dass die Uebertragung somatogener Abänderungen auf die Keimzellen

vielleicht noch etwas schwerer vorzustellen ist als die Entwicklung irgend welcher morphologischer Charactere während der Ontogenese, da es sich hier ja auch um ein „umgekehrt“ verlaufendes Entwicklungsphänomen (um eine Involution anstatt einer Evolution) handeln müsste. Eine weitere Frage ist die, ob die Erscheinungen zweckmässiger Anpassung der Organismen an ihre Function, wie sie als scheinbare Folge von Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe uns entgegen tritt, und die im Laufe der Generationen erfolgende Fixirung und Steigerung derartiger Anpassungen uns nöthigen oder mit Wahrscheinlichkeit dazu führen, eine Vererbung erworbener Eigenschaften anzunehmen. Das ist ja der Standpunkt des Lamarckismus, der in neuerer Zeit noch von vielen Forschern, so von Eimer, Haacke, Haeckel, O. Hertwig, Romanes, Spencer, Mehnert und vielen Anderen, vertreten wurde. Weismann hat — unserer Ansicht nach mit Recht — darauf hingewiesen, dass eine Nöthigung zu dieser Annahme nicht vorliegt, indem man derartige Erscheinungen zweckmässiger Anpassung unter Zugrundelegung des Princips der Selection und unter Zuhilfenahme gewisser dem Roux'schen Princip des „Kampfes der Theile“ nachgebildeter Hilfsannahmen genügend erklären kann. Finden sich doch ähnliche Zweckmässigkeiten in Fällen, bei denen von Uebung, von Gebrauch und Nichtgebrauch nicht die Rede sein kann. Wir verweisen diesbezüglich besonders auf die gegen Spencer sich richtenden Schriften Weismann's (Neue Gedanken zur Vererbungsfrage, Allmacht der Naturzüchtung, Germinalselection), sowie auf die Darstellung dieses Problems in seinem neuen Werke: Vorträge über Descendenztheorie.

Bezüglich der Frage, ob Thatsachen bekannt geworden sind, welche für eine Vererbung erworbener Eigenschaften sprechen, müssen wir sagen, dass in der unendlichen Menge darauf bezüglicher Angaben viel Unkritisches mit untergelaufen ist, so dass kaum ein wohlconstatirter, nicht anfechtbarer Fall zu nennen ist, der nicht auch auf andere Weise seine Erklärung finden könnte. Es soll zugegeben werden, dass manche Fälle einer anderen Erklärung beträchtliche Schwierigkeiten bereiten, indem sie dafür zu sprechen scheinen, dass Veränderungen, die durch Ausübung einer bestimmten Function erworben sind, durch Vererbung fixirt werden. Einen besonders suggestiven Fall dieser Art hat neuerdings Leche angeführt. Von mehreren Seiten ist auch mit Recht auf die Unsicherheit in der Bestimmung des Begriffs „erworbene Eigenschaft“, wie er bei den verschiedenen Autoren gefasst wird, hingewiesen worden. Eine lehrreiche Zusammenstellung der diesbezüglichen Beobachtungen und Ansichten hat Rohde geliefert, während neuerdings Ribbert in einem gehaltvollen Vortrag hauptsächlich die Frage der Vererbung moralischer Qualitäten, sowie krankhafter Dispositionen behandelt hat. Alles, was bezüglich der Vererbung von Dressur bei Hausthieren, von erworbenen Instinkten etc. angeführt worden ist, ist wohl nicht stichhaltig, wie denn auch die Beobachtungen über Vererbung erworbener Immunität sich auf andere Weise erklären lassen. Hinsichtlich des vielfach angeführten Versuches von Brown-Séquard über künstlich erzeugte Epilepsie bei Meerschweinchen und deren Vererbung sei auf ein Referat von E. H. Ziegler (1900) verwiesen, aus welchem sich ergibt, dass die diesbezüglichen Beobachtungen für die Entscheidung dieser Frage nicht verwerthbar sind. Vielfach sind auch die neueren Versuche von

Standfuss und Fischer über künstlich erzielte Modificationen von Schmetterlingen, welche durch Temperatureinflüsse etc. hervorgerufen wurden und z. Th. sich als erblich erwiesen haben, für diese Ansicht in Anspruch genommen worden. Aber in diesen Fällen kann es sich um eine directe Beeinflussung des in der Puppe vorhandenen Keimmaterials gehandelt haben. Im Allgemeinen können wir unserer Ueberzeugung dahin Ausdruck geben, dass eine wirkliche Vererbung erworbener Eigenschaften bisher durch Beobachtung nicht festgestellt ist, und dass die Erscheinungen zweckmässiger Anpassung uns nicht zu dieser Annahme nöthigen.

Auch die übrigen Vorstellungen, auf Grund deren Weismann die Thatsachen der Ontogenese zu erklären versuchte, waren gewissen Anfechtungen unterworfen. Zwar wird die Grundannahme, dass wir im Zellkern den Sitz der formbestimmenden Factoren und in der Chromatinsubstanz des Kerns das Idioplasma Nägeli's zu erblicken haben, derzeit wohl von der Mehrzahl der Forscher getheilt, und es kann diese Annahme wohl auch als eine wohlbegründete bezeichnet werden. Wir haben oben (Allg. Th. p. 147 und ff.) die bedeutungsvollen Thatsachen kurz zusammengestellt, welche für diese Annahme sprechen. Es wurde dort (p. 152) auch darauf hingewiesen, dass manche Forscher auch dem Centrosoma einen gewissen Antheil an der Beeinflussung der specifischen Ausgestaltung der Organismen zuerkennen wollen (Ziegler, Zur Strassen, Doflein), während von Anderen besonders die Wechselbeziehungen zwischen Kern und Zellplasma in den Vordergrund der Betrachtung gestellt wurden. So hat sich — wie an früherem Orte ausführlich dargestellt wurde (p. 140 und ff.; vgl. auch p. 178 und ff.) — besonders durch die neueren Untersuchungen auf diesem Gebiete die Thatsache ergeben, dass diejenigen Factoren, welche die ersten Differenzirungsprocesse der Ontogenese (die Furchung etc.) vermitteln, hauptsächlich im Zellprotoplasma, in der Vertheilung der Dottersubstanzen etc. gegeben sind. Ein neuer, nach dieser Richtung besonders instructiver Fall ist durch Boveri's Untersuchungen über die Polarität im Ei von Strongylocentrotus lividus bekannt geworden (vgl. p. 673). Der Widerspruch, der darin gelegen ist, dass man für gewisse Formbestimmungen das Protoplasma des Eies verantwortlich gemacht hat, während im Uebrigen und Allgemeinen der Kern als Vererbungsträger betrachtet wird, lässt sich durch die Annahme einer wechselseitigen Beeinflussung von Kern und Zellplasma wohl überwinden. Nach Boveri hängen nur die ersten und einfachsten Differenzirungen von der Anordnung der Substanzen im Eiplasma ab: die Polarität und Bilateralität. „Die Structur des Eiplasmas besorgt, wenn ich so sagen darf, das rein ‚Promorphologische', sie gibt die allgemeinste Grundform, den Rahmen, in welchem dann alles Specifische vom Kern ausgefüllt wird. Oder auch so liesse sich das Verhältniss vielleicht ausdrücken, dass die einfache Protoplasmadifferenzirung dazu dient, die Maschine, deren essentieller und wahrscheinlich höchst complicirter Mechanismus in den Kernen liegt, zum Anlaufen zu bringen." Der Gedanke, dass im Allgemeinen das Zellprotoplasma die auslösenden Factoren enthält, durch deren Wirksamkeit die in den Kernen schlummernden Potenzen activirt werden, während andererseits durch die so activirte Thätigkeit der Kernsubstanzen wieder das Zellplasma specifisch beeinflusst wird, kann vielleicht überhaupt einer Erklärung der im

Laufe der Entwicklung hervortretenden Differenzirungen zu Grunde gelegt werden, so dass wir auf diese Weise zu einer mehr epigenetischen Theorie der Entwicklung geführt werden. Ein solcher Gedanke wurde seiner Zeit von DRIESCH (Analyt. Theorie) und von O. HERTWIG und neuerdings wieder von BOVERI vertreten (vgl. oben Allg. Th. p. 153).

Bei einer derartigen Auffassung wird die Annahme einer differentiellen Wirksamkeit der mitotischen Kerntheilung und der Zerlegung des Keimplasmas in qualitativ verschiedene Theilstücke durch dieselbe überflüssig. Diese Annahme war es besonders, welche die meisten Bedenken erregt hat. Wir haben oben (Allg. Th. p. 155 ff.) die Hauptgründe, die gegen dieselbe geltend gemacht wurden, aufgeführt und unter ihnen hauptsächlich die Versuche über Bruchstückfurchung und über Furchung unter Pressung hervorgehoben. In der That ist es nur ein zum Zweck der Hypothese angenommener Theilungsmodus, für dessen Vorkommen eigentlich kaum Thatsachen namhaft gemacht werden können, während Manches dagegen spricht. Wenn wir uns demnach der Ansicht zuneigen, dass nur erbgleiche Kerntheilung angenommen werden dürfe, so wollen wir es ununtersucht lassen, ob theoretisch sämmtlichen Kernen Totipotenz zuerkannt werden muss, oder ob vielleicht durch anderweitige, oben angedeutete Differenzirungsprocesse die Kerne in ihren idioplasmatischen Antheilen derart dauernd verändert werden, dass die Möglichkeit zu einer Rückkehr zu den ursprünglichen im Ei gegebenen Zuständen des Idioplasmas ausgeschlossen ist. Für die letztere Annahme würde die mit der zunehmenden Differenzirung des Keimes einhergehende Einengung der Potenzen und die vielfach zu beobachtende frühzeitige Absonderung des Germinalantheiles des Keimes zu sprechen scheinen.

Im Allgemeinen muss hervorgehoben werden, dass die Ermittlungen der neueren experimentellen Forschungen auf dem Gebiete der Embryologie den grundlegenden Anschauungen der WEISMANN'schen Theorie der Ontogenese wenig günstig gewesen sind. Während nach WEISMANN im Keimplasma nicht nur ein äusserst complicirtes System mehr oder weniger gesonderter Anlagen gegeben sein sollte, sondern auch gleichzeitig für alle an diesem System sich später geltend machenden Veränderungen besondere Mechanismen vorgesehen sein sollten, wobei eine weitgehende Fähigkeit der Selbstdifferenzirung der einzelnen Anlagen angenommen werden konnte, haben gerade die experimentellen Forschungen, über welche wir in Capitel II (Das Determinationsproblem) und an anderen Orten berichtet haben, die correlativen Beziehungen der Theile des Embryos und den Einfluss, den das Ganze auf seine Theile ausübt, in den Vordergrund der Betrachtung gerückt. Fast durchweg scheint die erste Bestimmung der Zellen für ihr späteres Schicksal auf abhängiger Differenzirung zu beruhen, und es ergibt sich für die Embryonen vieler Formen eine weitgehende, ja oft fast unglaubliche Fähigkeit, alle möglichen, künstlich gesetzten Störungen auszugleichen, Defecte zu ergänzen und sich in neue Verhältnisse zu fügen, um so auf anderem Wege zu einem annähernd normalen Entwicklungsresultat zu gelangen. Es erscheint kaum denkbar, dass die Natur für alle diese künstlich gesetzten Störungen besondere Mechanismen der Regulation vorgesehen haben sollte. WEISMANN hatte diese Vorkommnisse zum Theil durch die Hilfsannahme von Nebenidioplasma (Ersatzdeterminanten) zu erklären gesucht und dadurch neue Complicationen geschaffen, durch

welche sein Hypothesenbau bedenklich belastet wurde, und welche — wie O. Hertwig hervorhob — ihn zum Theil in Widerspruch mit seinen Grundannahmen brachten.

Dass die Fähigkeit der Organismen, alle möglichen Störungen der Entwicklung durch regulatorische Vorgänge auszugleichen, eine besondere Schwierigkeit für alle jene Hypothesen darstellt, welche mit präformationistischen Annahmen arbeiten, wurde schon von Bonnet (1775) empfunden. In der That schienen auch in dem vorliegenden Falle diese Schwierigkeiten so erheblich, dass zahlreiche Forscher sich von dem Gedanken einer rein präformationistischen Entwicklungslehre abwandten und in Andeutungen oder ausführlicheren Darstellungen die Begründung einer mehr epigenetischen Theorie der Ontogenese versuchten. In dieser Richtung haben sich vor Allem die Aufstellungen von Haacke, Delage, O. Hertwig, Driesch (Analyt. Theorie [1894]), Kassowitz, le Dantec u. A. bewegt.

Allerdings muss zugestanden werden, dass alle auf dieser Grundlage fussenden Darstellungen der Vererbungs- und Entwicklungslehre eigentlich auf dem Gebiete der Kritik mehr und Hervorragenderes geleistet haben als durch selbstständige, constructive Thätigkeit. Ein dem Weismann'schen Hypothesenbau vergleichbares System von Anschauungen, welches in gleicher Weise in's Detail durchgeführt wäre und die Anwendbarkeit der Theorie auf alle möglichen zu erklärenden Fälle aufzeigt, ist nicht wieder errichtet worden. Am ehesten könnte hier noch O. Hertwig's Theorie der Biogenesis Erwähnung finden. Es liegt dies in der Natur der Sache, dass eine Entwicklungstheorie, welche die Production von Mannigfaltigkeit nicht als ein einheitliches Phänomen betrachtet, sondern die verschiedenen ontogenetischen Processe als durch die mannigfaltigsten Wechselwirkungen bedingt und als durch Reize verschiedener Art ausgelöst auffasst, nicht in der Lage sein wird, im Einzelnen die Wege anzugeben, deren sich die Natur bei diesen Vorgängen bedient. Es wird sich hier vorläufig mehr darum handeln, nachzuweisen, dass bei Zugrundelegung derartiger Annahmen eine befriedigende Erklärung der Entwicklungsphänomene möglich oder denkbar ist. Nach dieser Richtung scheinen uns die Ausführungen von Delage in seiner „Theorie des causes actuelles" besonders glücklich. Aber im Wesentlichen handelt es sich doch nur um die Durchführung des eingangs erwähnten Gedankens von Herbst, dass wenn für das befruchtete Ei die äusseren Bedingungen dieselben sind, wie bei der vorhergehenden Ontogenese, dann nothwendiger Weise aus dem letzteren wieder dasselbe hervorgehen muss, d. h. wieder dieselbe Kette von Ursachen und Wirkungen vom Ei bis zum Ei resp. Spermatozoon durchlaufen werden muss; wobei noch hinzuzufügen ist, dass die Ursachen für die einzelnen, als Glieder dieser Kette sich darstellenden Processe nicht als schon im Ei gegeben gedacht, sondern als durch das Entwicklungsgeschehen selbst gesetzt angenommen werden. Am meisten lassen uns die epigenetischen Theorien bezüglich der Erklärung der complicirteren Vererbungsphänomene im Stiche. Die bei der Bastardirung hervortretenden Erscheinungen der Mischung resp. Entmischung der Charactere, die Thatsachen der latenten Vererbung, die Erscheinungen des Polymorphismus der Individuen und Anderes sind nach dieser Richtung anzuführen. Während auf diesem Gebiete die Weismann'sche Theorie sich als besonders sattelfest erweist, müssen wir bei Zugrundelegung epigenetischer Annahmen uns

begnügen, diese Erscheinungen als mannigfaltige Reactionen der Keimsubstanz auf die verschiedenen im gegebenen Falle vorliegenden Bedingungen hinzunehmen, ohne diesen Processen im Einzelnen näher nachgehen zu können.

Da sich sonach die verschiedenen epigenetischen Theorien der neueren Zeit vielfach mehr als blosse Aperçus denn als durchgeführte Systeme geben, so ist es vielleicht eine Sache von geringerer Wichtigkeit, den individuellen Varianten der einzelnen Autoren näher nachzugehen, und würde uns dies auch zu weit führen. Hier sei nur Einiges in Kurzem erwähnt. Einen besonderen Standpunkt nimmt Haacke ein. Er verlegt den Sitz der formbildenden Factoren in's Zellprotoplasma. Der Zellkern wird nur als Stoffwechselorgan betrachtet. Indem Haacke von den geometrischen Grundformen der Organismen ausgeht, kommt er zur Annahme bestimmt geformter, aus Combinationen von rhombischen Säulen bestehender Protoplasmatheilchen, sog. Gemmarien, die aus kleinsten, krystallähnlichen Körperchen, Gemmen, zusammengesetzt sein sollen. Aus der verschiedenen Gestalt der Gemmarien und ihren Combinationen soll sich sodann die Gesammtform des betreffenden plasmatischen Gebildes ergeben. Im Wesentlichen stellt sich die auf diese Grundvorstellung gegründete Theorie der Ontogenese als eine weitere Ausführung gewisser Annahmen H. Spencer's dar, der ja auch den Organismus mit einem Krystall verglichen hat und zur Erklärung der Thatsachen der Entwicklung und Regeneration eine Zusammensetzung der Organismen aus polar gerichteten Einheiten (Units) annahm. Aehnliche Vorstellungen haben Rauber zu seinen Studien über die Regeneration der Krystalle veranlasst. Immerhin möchten wir ihnen mehr den Werth eines Gleichnisses, als eines wirklich erklärenden Principes zuschreiben, und können aus diesem Grunde die rein speculativen Grundannahmen Haacke's nicht theilen, wenn wir auch den Werth vieler seiner Auseinandersetzungen, die zum Theil durch die Resultate eigener Züchtungsexperimente gestützt sind, durchaus anerkennen.

Sehr nahe berühren sich die Ansichten, welche Driesch seiner „Analytischen Theorie der organischen Entwicklung" zu Grunde legte, mit denen O. Hertwig's. Indem Driesch seinen Ausführungen den Satz zu Grunde legte, dass das Schicksal der Zellen durch ihre Lage im Ganzen bestimmt werde, wurde er zur Aufstellung des Begriffes der „Position" geführt. Die Zellen des Embryos sollen vielfach bezüglich ihrer späteren Differenzirung durch „Position" bestimmt sein. Damals (1894) vertrat Driesch die Ansicht, dass es möglich sei, die Positionswirkungen auf Inductionswirkungen zurück zu führen, und es traten somit für die causale Erklärung der formbildenden Processe die Reizwirkungen in den Vordergrund. Es ist ein Verdienst von Driesch, in der genannten Schrift den Auslösungscharacter der ontogenetischen Processe besonders hervorgehoben zu haben. Herbst verdanken wir eine werthvolle systematische Zusammenstellung der auf dem Gebiete der formativen Reize festgestellten Thatsachen. Es wird sonach in Driesch' Analytischer Theorie die gesammte Ontogenese in eine Reihe einzelner, ausgelöster Effecte aufgelöst, wobei die Zellkerne, welche als Träger der erblichen Anlagen betrachtet werden, sich die Totalität der Potenzen bewahren und nur im einzelnen Falle ihre formbestimmende Wirksamkeit in verschiedener Weise bethätigen, je nachdem einzelne dieser Anlagen vorübergehend activirt werden. Driesch

meint, man könne sich die verschiedenen Anlagen im Kern etwa als ein Gemenge von fermentartigen Stoffen vorstellen und sei nicht genöthigt, eine besondere complicirte Structur des Anlagenplasmas anzunehmen*). Die auslösenden Ursachen für die Activirung der Anlagen sind zunächst im Zellprotoplasma zu suchen, während andererseits das Plasma durch die Thätigkeit des Kerns wieder selbst verändert und so die Grundlage für einen neuen ontogenetischen Elementarprocess geschaffen wird.

Indem hier Driesch auf den Chemismus der Zelle besonderes Gewicht legte, berühren sich seine Ansichten mit Andeutungen von Sachs und Loeb, in denen „organbildende Stoffe“ eine gewisse Rolle spielen. Wir entnehmen der Abhandlung von Loeb diesbezüglich Folgendes: „Sachs geht davon aus, ‚dass mit den Formverschiedenheiten der Organe materielle Substanzverschiedenheiten derselben verbunden sind‘, und dass wir ‚nach den in der gesammten Naturwissenschaft geltenden Principien annehmen müssen, dass aus diesen jene causal abzuleiten sind‘. — ‚Wir werden ebenso viele specifische Bildungsstoffe annehmen müssen, als verschiedene Organformen an einer Pflanze zu unterscheiden sind.‘ Die specifischen organbildenden Substanzen werden durch äussere Einflüsse, speciell durch die Schwere und das Licht ‚in der Art afficirt, dass dadurch in gewissen Fällen die räumliche Anordnung verschiedener Organe bestimmt wird‘. Die monströse Entstehung eines Organs an einer Stelle, wo normal ein anderes Organ entsteht — also den von uns als Heteromorphose bezeichneten Fall — erklärt Sachs so, dass die specifischen Substanzen des normalen Organs an der typischen Stelle fehlten und dafür die specifischen Bildungsstoffe eines anderen Organs dahin gelangten.“ Noch später hat Driesch bei der Neubildung der Tubulariaköpfchen vermuthungsweise einem hydranthenbildenden, körnigen, rothen Stoff eine gewisse Rolle zugeschrieben, ist aber neuerdings in Folge der Ermittlungen N. M. Stevens’ von dieser Vermuthung abgekommen. Erst neuerdings hat Loeb wieder darauf hingewiesen, dass die Organismen in erster Linie als chemische Maschinen zu betrachten sind, und dass der Process der embryonalen Entwicklung durch eine Reihe chemischer Stoffumsätze determinirt werde. Die Geschlechtszellen seien durch eine bestimmte Gruppirung von Enzymen und Zymogenen ausgezeichnet, und letztere müssten als die wahren Träger der Vererbung betrachtet werden. Es sei erwähnt, dass auch le Dantec in seinen Aufsätzen über Vererbung den Chemismus in den Vordergrund der Betrachtung stellt. Die Ausführungen dieses Autors, die einen stark schematischen Character zeigen, sind desshalb zu erwähnen, weil in ihnen gewisse biologische Thatsachen der Bacterienkunde herangezogen erscheinen, die bisher noch nicht in diesen Zusammen-

---

*) Hierzu bemerkt Driesch neuerdings: „Es wäre besser gewesen und doch auch materialistisch geblieben, wenn ich mich an Stelle der Annahme jenes Kerngemisches den, von mir übrigens als nicht unannehmbar bezeichneten, Ansichten von De Vries in gewissem Grade angeschlossen hätte, und Solches hätte trotz Ablehnung jeder Art von Zerlegungstheorie sehr wohl geschehen können, indem angenommen wäre, dass der überall total vorhandene Kern eine Structur besitze, der es vor Allem eigen sei, dass ihre einzelnen Konstituenten nur in bestimmter Reihenfolge zur Activität durch Auslösung seitens der Plasmadifferenzen und später geschaffener Verschiedenheiten wachgerufen werden könnten.“ (Org. Regulationen, 1901, p. 188.)

hang gebracht wurden und wenigstens als Analogien Verwendung finden können.

Während bei den genannten Autoren die chemische Seite der Lebensprocesse in den Vordergrund tritt, hat neuerdings Zehnder versucht, eine Theorie des Lebens aus mechanischen Grundlagen zu entwickeln, indem er von röhrenförmigen Molekülgruppen (sog. Fistellen) ausgeht und die Erscheinungen der Vererbung auf dieser Grundlage zu verstehen suchte.

Die Grundlagen der Vererbungstheorie von Oskar Hertwig decken sich zum Theil mit denen von de Vries. Auch er betrachtet den Kern als Hauptträger der formbestimmenden Factoren. Daneben kommt aber auch „Erblichkeit ausserhalb der Zellkerne“ (de Vries) vor. Die Vererbungssubstanz, das Idioplasma, besteht aus kleinsten Lebenseinheiten, die als Idioblasten bezeichnet werden und sich durch Theilung vervielfältigen können. Die verschiedenen Idioblasten sind Träger besonderer Eigenschaften (worunter wohl Zelleigenschaften zu verstehen sind) und rufen „durch directe Wirkung oder durch verschiedenartig combinirtes Zusammenwirken die unzähligen morphologischen und physiologischen Merkmale hervor, welche wir an der Organismenwelt wahrnehmen. Sie lassen sich, um mich zweier Bilder zu bedienen, einmal den Buchstaben des Alphabets vergleichen, die, gering an Zahl, doch durch ihre verschiedene Combination Wörter und durch Combination von Wörtern wieder Sätze von verschiedenartigstem Sinn bilden. Oder sie sind den Tönen vergleichbar, durch deren zeitliche Aufeinanderfolge und gleichzeitige Combination sich unendliche Harmonien erzeugen lassen.“ In ähnlicher Weise hatte auch Hatschek in der Eizelle eine relativ geringe Zahl von Qualitäten angenommen und die Mannigfaltigkeit des vielzelligen Organismus darauf zurückgeführt, „dass trotz der beschränkten Mannigfaltigkeit der Qualitäten innerhalb der einzelnen Zelle (auch der Eizelle) doch eine viel complicirtere Gesammtleistung des Körpers durch Variirung des einen Grundthemas erreicht“ werde. Die sichtbaren Structuren des Zellkerns (Microsomen etc.) sind als Idioblastengruppen zu betrachten. Mit Rücksicht auf die in regelmässiger Folge vor sich gehende Entfaltung der einzelnen Anlagen muss eine zweckentsprechende Verknüpfung der Grundelemente im Idioplasma angenommen werden. Es müssen in der Gesammtanlage die zahlreichen Idioblasten in einer gesetzmässigen Zusammenordnung enthalten sein. Hertwig bemerkt, dass in dieser Vorstellung gewisse Schwierigkeiten enthalten sind; doch wird dieser Punkt nicht weiter ausgeführt. Eine Zerlegung der Anlagesubstanz im Sinne Weismann's wird bestritten. Dieselbe geht durch erbgleiche Theilung als vollständige Erbmasse in die Kerne sämmtlicher Zellen über, wodurch dieselben als totipotent functioniren können, so dass sich die Erscheinungen der Regeneration etc. leicht erklären. Das Idioplasma erhält sich in seiner Vollständigkeit unverändert und tritt nur unter besonderen Bedingungen in verschiedene Zustände ein, welche bewirken, dass eine der vielen Anlagen activirt wird, während die anderen latent bleiben. Es wird dies durch die Analogie mit den verschiedenen Modificationen des Hämoglobins erläutert. Bezüglich der Amphimixis vermuthet Hertwig, dass die Idioblasten väterlicher und mütterlicher Herkunft sich nicht mehr als Theile zweier getrennter Anlagen forterhalten, sondern sich in irgend einer Weise zu einer Mischanlage vereinigen. Die Beeinflussung

des Zellplasmas durch die activirten Theile des Idioplasmas stellt sich Hertwig (wie De Vries und Weismann) derart vor, dass bestimmte Idioblasten sich vermehren und in's Zellplasma auswandern, wo sie in Plasomen umgewandelt werden. In diesem ganzen Theil der Conceptionen Hertwig's werden demnach für die Mannigfaltigkeiten des ausgebildeten Zustandes bestimmte Differenzen im Keime angenommen. Daher erscheint die Bemerkung Haacke's, dass Hertwig „mit vollen Segeln in den Hafen des Präformismus hinein steuere", nicht ganz unberechtigt; nur hätte Haacke die gleiche Bemerkung auch auf seine Gemmarienlehre beziehen müssen. Wir kommen eben, wenn wir die Entwicklung auf Grund der „Maschinenlehre" verstehen wollen, um die Annahme complicirter Ausgangsstructuren nicht herum.

Die Hertwig'sche Theorie der Entwicklung wird als Theorie der Biogenesis bezeichnet, weil in ihr das Ei als ein mit allen Eigenschaften des Lebens ausgerüsteter Organismus, als ein Lebewesen oder Bion aufgefasst wird, wie überhaupt in den Hertwig'schen Auseinandersetzungen die Zelle als physiologische und morphologische Grundlage aller Lebenserscheinungen in den Vordergrund der Betrachtungen gerückt erscheint. „Die Entwicklung ist ein Naturprocess, der auf dem Zusammenwirken der durch Vermehrung der Eizelle entstehenden artgleichen Lebewesen beruht und sich unter dem beständigen Einfluss der Aussenwelt und in beständiger Fühlung mit ihr vollzieht. Dieser Vorgang ist ein durchaus epigenetischer." Die Entwicklung der sichtbaren Arteigenschaften aus den im befruchteten Eie enthaltenen unsichtbaren Anlagen vollzieht sich durch die Vermehrung der specifisch veranlagten Zelle auf dem Wege erbgleicher Theilung und durch die gleichzeitig in Wirksamkeit tretenden Processe der socialen Vereinigung, Arbeitstheilung und der Integration. Für die im Embryo sich vollziehenden Umgestaltungen sind als Ursachen anzunehmen: 1) der Einfluss äusserer Factoren und 2) noch mehr die unendlich complicirten Wirkungen, welche die immer zahlreicher werdenden elementaren Lebenseinheiten auf einander ausüben. Hierbei gerathen die einzelnen Zellen räumlich und zeitlich in ungleiche Bedingungen. Dadurch, dass die Zellen auf diesem Wege „räumlich determinirt" werden, d. h. ein „ihre Wirkungsweise beeinflussendes Raumzeichen" erhalten, und andererseits dadurch, dass sie eine verschiedene Geschichte erfahren, d. h. dass sie der „Zeit nach unter räumliche Bedingungen gerathen", welche für die einzelnen Gruppen verschieden sind, und dadurch, dass diese verschiedenen Bedingungen als formative Reize wirken, erklären sich ihrer Entstehung nach die Mannigfaltigkeiten der Organe des ausgebildeten Zustandes.

Für Hertwig erklärt sich die Thatsache, dass bestimmte Bildungen an bestimmtem Orte zur Entwicklung kommen, aus dem Umstande, dass die Zellen dieser Anlage zu den übrigen in besondere Beziehungen gesetzt sind. Für Driesch hat neuerdings das Localisationsproblem und besonders die bei den Regulationserscheinungen an äquipotentiellen Systemen (die Wiederherstellung des Ganzen in proportional-verkleinertem Maassstabe nach Substanzverlusten) den Ausgangspunkt zu Denkoperationen geboten, die ihn zur Ueberzeugung führten, dass „die Formbildung überhaupt nicht maschinell verstanden werden könne" (wobei unter „maschinell" überhaupt alles auf physikalisch-chemischer Grundlage ablaufende Geschehen gedacht ist), sondern dass man aus diesen Thatsachen mit Nothwendigkeit zur

Annahme besonderer vitaler Componenten, für welche DRIESCH den aristotelischen Ausdruck „Entelechie" adoptirt, geführt werde. Es kann unsere Aufgabe nicht sein, die Ausführungen von DRIESCH, welche zum Theil in's Gebiet der Philosophie übergreifen, eingehender wiederzugeben. In Kurzem formulirt DRIESCH seine Grundlage in folgenden Sätzen:

„Denn um dieses Wichtige einmal wieder zu betonen: ohne Experimente, ohne willkürliche Veränderung der Grössen äquipotentieller Systeme hätten wir wohl eine materielle Zerlegungstheorie im Sinne WEISMANN's annehmen müssen, eine Theorie, deren chemisch-physikalischer Construction nichts im Wege gestanden hätte. Das Experiment aber lehrte uns dreierlei:

Erstens: dass die Differenzirung in ihrer Specifität nicht von äusseren Factoren abhängt;

Zweitens: dass sie normal-proportional vor sich geht, mag an Keimmaterial (Kerne + Plasma) genommen sein, was will;

drittens: dass eben desswegen eine specifisch-complicirte Keimesstructur als Grundlage aller Differenzirung nicht möglich ist.

Daraus folgt aber alles Angeführte, folgt die Autonomielehre, folgt die Rehabilitirung des aristotelischen Entelechiebegriffs, und zwar als eines nicht formalteleologischen Beurtheilungsbegriffs, sondern als eines actuellen, elementaren Naturbegriffs, welcher dem Begriff der physikalischen ‚Constante' logisch parallel steht."

Auf diese Weise gelangt DRIESCH zur Begründung seiner Ansicht von der „Autonomie der Lebensvorgänge". Man wird hierbei unwillkürlich an die „Lebenskraft" der älteren Physiologen (man vgl. besonders die Ausführungen in JOH. MÜLLER's Handbuch der Physiologie 1. Bd. p. 19 ff.), an die „vis essentialis" von C. F. WOLFF und den „nisus formativus" von BLUMENBACH erinnert.

Eine weitere Stütze für seine Ansichten gewinnt DRIESCH aus der Ueberlegung, dass man zum Zwecke der befriedigenden Erklärung der Formbildungsprocesse auf „maschineller" Grundlage jedenfalls eine complicirte, auf gesetzmässiger Anordnung der einzelnen Theilchen beruhende Ausgangsstructur annehmen müsse, dass es aber andererseits nicht denkbar sei, wie ein so complicirtes System sich durch Theilung vervielfältigen könne, — worauf schon HAACKE und Andere hingewiesen hatten.

Wir wollen es hier nicht näher untersuchen, in wie weit den Ausführungen von DRIESCH zwingende Kraft innewohnt. In letzter Linie handelt es sich auf diesem Gebiete doch um Ueberzeugungen, die nicht so sehr aus bestimmten Schlussfolgerungen resultiren, sondern auch in innigem Zusammenhang stehen mit der gesammten Weltauffassung des Einzelnen, denen daher ein gewisser subjectiver Character anhaftet. Nur der Vermuthung möchten wir Ausdruck geben, ob denn die Prämissen, auf denen DRIESCH baut, sich im Laufe weiterer Ermittlungen als so feststehend erweisen möchten, um so weitgehende Schlussfolgerungen zu stützen. Die Auffassung des Echinidenkeimes als äquipotentielles System war in der neuesten Zeit durch Beobachtungen von DRIESCH und von BOVERI gewissen Einschränkungen unterworfen, und es ist nicht abzusehen, ob nicht

unser Standpunkt durch weitere Erfahrungen wieder Aenderungen unterliegen müsste. Ist es überhaupt möglich, in diesen Fragen derzeit schon eine definitive Entscheidung zu treffen?

Auch Weismann hat die oben erwähnte Schwierigkeit empfunden, welche in der Vorstellung liegt, dass ein äusserst complicirt gebautes Keimplasma, in dem jedes Theilchen seine ganz bestimmte Lage einnimmt, sich durch Theilung verdoppeln könne. Eine Maschine, welche zwei gleichgebaute Maschinen liefert, ohne dass die einzelnen Theilchen hierbei in Unordnung gerathen! Weismann hat daher in der neuesten Darstellung seiner Ansichten (Vorträge über Descendenztheorie) den schon früher von ihm geäusserten Gedanken, dass die einzelnen Determinanten und Biophoren des Keimplasmas durch besondere bindende Kräfte, „vitale Affinitäten", in ihrer gegenseitigen Lagerung erhalten werden, besonders in den Vordergrund gestellt und glaubt durch diese Annahme der genannten Schwierigkeit begegnen zu können. Ueberhaupt hat Weismann in dem anerkennenswerthen Bestreben sein System den Resultaten der neueren Ermittlungen anzupassen, in dasselbe gewisse Modificationen eingeführt, welche in der That manche früher gegen dasselbe erhobenen Einwürfe beseitigen. So wird dem Auslösungscharacter der Ontogenese dadurch Rechnung getragen, dass die Activirung der Determinanten jetzt nicht bloss als Endresultat eines in ihnen vorgehenden Reifungsprocesses erfasst wird, sondern durch besondere specifische Reize ausgelöst erscheint, wie denn überhaupt in der neueren Darstellung Weismann's die Wirksamkeit äusserer Ursachen und die Correlation der Theile mehr berücksichtigt erscheint als früher. Die in den frühesten Entwicklungsstadien bei manchen Formen zu beobachtenden Regulationen, z. B. beim Echinidenkeim, werden darauf zurückgeführt, dass hier bisher nur erbgleiche Theilung des Keimplasmas stattgefunden hat, während dessen gesetzmässige Zerlegung erst in späteren Stadien einsetzt. Es möchte vielleicht Manchem scheinen, dass durch die Betonung der genannten Factoren ein Theil der Grundannahmen Weismann's (z. B. die Zerlegung des Keimplasmas) fast überflüssig wird, so dass durch die erwähnten Modificationen die Grundlagen seines Systems erschüttert scheinen. Was sich davon schliesslich erhalten und bewahrheiten wird, das kann nur die Beobachtung und das Experiment lehren, und nach dieser Richtung ist bereits durch gewisse neuere Ermittlungen Boveri's ein hoffnungsvoller Anfang gemacht, worüber wir zum Schlusse noch berichten wollen.

Boveri verwendete mehrpolige Mitosen als Mittel zu einer Analyse des Zellkerns, und zwar war dies bei disperm befruchteten Echinideneiern möglich, bei denen nach der Befruchtung eine vierpolige karyokinetische Figur auftritt, welche später zu einer simultanen Viertheilung des Eies führt. Da hierbei die Chromosomen dreier Vorkerne auf vier Centren vertheilt werden, so muss jeder Kern auch bei regelmässiger Vertheilung weniger Chromosomen erhalten als in der Norm. Während die Normalzahl der Chromosomen für die Furchungszellen von Strongylocentrotus 36 beträgt, erhält hier jeder Kern bei regelmässiger Vertheilung nur 27, also 9 weniger als normal. In Wirklichkeit kommt aber eine so regelmässige Vertheilung der Chromosomen wohl äusserst selten zu Stande, da bei mehrpoligen Theilungsfiguren die Einordnung der Chromosomen mehr Sache des Zufalls ist. „Die Karyokinese, die bei Anwesenheit zweier Pole ein

Mechanismus vor nahezu idealer Vollkommenheit ist, um einen Kern in zwei quantitativ und qualitativ identische Tochterkerne zu zerlegen, sie verkehrt diese Vorzüge gerade in das Gegentheil. sobald eine grössere Zahl von Centrosomen in Wirksamkeit tritt.“ Dementsprechend zeigten die vier so entstandenen Blastomeren bei der späteren Entwicklung sehr verschiedene Potenzen, und zwar sowohl bei der gemeinsamen Entwicklung zu einem einzigen Embryo, an dem dann die vier Quadranten erhebliche Differenzen erkennen liessen, als auch bei der gesonderten Aufzucht nach Isolirung in Ca-freiem Medium nach der Methode von Herbst. Da nun nach den Versuchen von Boveri, Delage und Winkler aus monosperm befruchteten, kernlosen Eifragmenten, bei denen nur die halbe Zahl von Chromosomen wirksam ist, normale Plutei hervorgehen, so ergibt sich, dass nicht eine bestimmte Chromosomenzahl an sich zu normaler Entwicklung nöthig ist. Auf diese Weise wird Boveri dazu geführt, anzunehmen, dass „eine *bestimmte Combination von Chromosomen* zur normalen Entwicklung nothwendig ist, und dieses bedeutet nichts Anderes, als dass *die einzelnen Chromosomen verschiedene Qualitäten besitzen müssen*“. Es müssen die Chromosomen als Träger verschiedener Qualitäten in jeder Zelle in einer alle Qualitäten umfassenden Minimalzahl vorhanden sein; aber darüber hinaus ist ihre Zahl — bis zu einer aus anderen Gründen schädlichen oberen Grenze — gleichgiltig. Unter Berücksichtigung dieser Thatsachen wird die Vorstellung von der Bedeutung der Reductionstheilungen eine gewisse Modification erfahren müssen. Es kann hiernach als bewiesen betrachtet werden, dass der Kern die Rolle eines „Vererbungsträgers“ spielt, dass der Zweck der mitotischen Theilung ist, die in *einem* Kern gegebenen Qualitäten auf viele Kerne zu übertragen, und dass die *zweipolige* mitotische Figur das Mittel ist, den Kern in seiner Totalität successive auf ein Vielfaches zu vermehren. Die Anfangsvorgänge der Ontogenese bis zum Stadium der Blastula erscheinen rein protoplasmatisch bestimmt und von der Qualität der Kernsubstanz unabhängig (vgl. p. 719), wenn auch Kernsubstanz irgend welcher im Ei existenzfähigen Art unentbehrlich ist. Bezüglich der Activirung der Anlagen steht Boveri auf einem Standpunkt, der dem von Driesch's Analyt. Theorie und von O. Hertwig nahe ist. „Es scheint mir, dass das ganz eigenthümliche Ineinandergreifen des einfach gebauten, sich differentiell theilenden Protoplasmas und des complicirt structurirten, sich in seiner Totalität vervielfältigenden Kerns doch das leisten kann, was Weismann und Roux durch differentielle Kerntheilung zu erklären suchten. Die primitiven, in der Schichtung sich ausprägenden Differenzen des Eiplasmas, in gleichen Lagerungsbeziehungen auf den gefurchten Keim übergehend, beeinflussen die primär überall gleichen Kerne ungleich, indem sie zur Entfaltung (Activirung) oder Unterdrückung bestimmter Kernqualitäten führen, wie dies bei der Furchung von Ascaris direct sichtbar ist. Die, in manchen Fällen vielleicht nur temporären, Ungleichheiten der Kerne verleihen dem zuerst nur graduell verschiedenen Plasma verschiedene Potenz. Damit sind neue Constellationen geschaffen, welche wieder in bestimmten Kernen die Entfaltung oder Unterdrückung bestimmter Qualitäten auslösen, wodurch diesen Zellen nun wieder ein specifischer Character aufgeprägt wird etc.

Wir meinen, dass mit diesen Andeutungen dem derzeitigen Stand unserer Kenntnisse am besten Rechnung getragen wird.

Mit Recht weist BOVERI in seiner Mittheilung darauf hin, dass nun an Stelle von Vermuthungen Thatsachen getreten sind. Hiermit ist auch der Weg angedeutet, auf dem ein weiterer Fortschritt der Vererbungslehre zu erhoffen ist. Wir werden der Speculation nie entbehren können, aber es wird die Aufgabe sein, das ihr zu Grunde liegende Beobachtungsmaterial möglichst zu erweitern. Wir werden den Geheimnissen der Vererbung um so näher kommen, je mehr es uns gelingt, den Räthseln des Lebens überhaupt näher zu treten.

Litteratur zum Anhang: Theorien der Vererbung.

Eine ausführliche kritische Darstellung der Vererbungslehre hat DELAGE geliefert. Daselbst findet sich auch ein entsprechendes Verzeichniss der Litteratur. Für die englische Litteratur vgl. vor Allem OSBORN. Die neuere Litteratur in: L'Année biologique herausgegeben von DELAGE, ferner in den Referaten von MEHNERT in G. SCHWALBE's Jahresber. der Anat. und Entwickl. Kürzere Zusammenstellungen der Vererbungsfrage bei ROHDE und SCHÄFER.

Bambeke, Ch. van. *Pourquoi nous ressemblons à nos parents. Bull. Acad. roy. Belg. 54e ann. (3). T. X. 1885.*

Beard, J. *Heredity and the epicycle of germ-cells. Biol. Centr.-Bl. 22. Bd. 1902.*

Boveri, Th. *Zur Physiologie der Kern- u. Zelltheilung. Sitz.-Ber. Phys. Med. Ges. Würzburg. 1897.*

Boveri, Th. *Ueber die Polarität des Seeigeleis. Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg N. F. Bd. 34. 1901.*

Boveri, Th. *Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg. 35. Bd. 1902.*

Brooks, W. K. *The law of heredity. Baltimore 1883.*

Brücke, E. *Die Elementarorganismen. Sitz.-Ber. Acad. Wiss. Wien. 44. Bd. 1861.*

Cunningham, J. T. *Unisexual inheritance. Biol. Centr.-Bl. 22. Bd. 1902.*

Dantek, F. Le. *Evolution individuelle et Hérédité. Théorie de la Variation quantitative. Paris 1898. Bibliothèque Scientifique internationale.*

Dantek, F. Le. *Les éléments figurés de la cellule et la maturation des produits sexuels. Rev. Scient. (4). T. XI. 1899.*

Dantek, F. Le. *La sexualité. Coll. Scientif. Paris 1899.*

Darwin, Ch. *Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication. Bd. 2. Cap. 27. 1873. Stuttgart. 2. deutsche Auflage.*

Delage, Yves. *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale. Paris 1895.*

Detmer, W. *Zum Problem der Vererbung. Pflüger's Arch. 41. Bd. 1887.*

Driesch, H. *Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894.*

Driesch, H. *Die Maschinentheorie des Lebens. Biol. Centr.-Bl. 16. Bd. 1896.*

Driesch, H. *Kritisches und Polemisches. Biol. Centr.-Bl. 22. Bd. 1902.*

Driesch, H. *Localisation morphogenetischer Vorgänge. Arch. f. Entw.-Mech. 8. Bd. 1899.*

Driesch, H. *Organische Regulationen. Leipzig 1901.*

Doflein, F. *Ueber die Vererbung von Zelleigenschaften. Verh. d. Zool. Ges. 10. Jahresversammlung zu Graz. 1900.*

Elsberg, L. *Regeneration, or the preservation of organic molecules; a contribution to the doctrine of evolution. Proc. Amer. Assoc. Advancem. of Science Hartford Meeting. August 1874.*

Eimer, G. H. Th. *Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens. Jena 1888.*

Emery, C. *Gedanken zur Descendenz- und Vererbungstheorie. Biol. Centr.-Bl. 13. Bd. 1893.*

Fischer, F. *Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Referat in Biol. Centr.-Bl. 21. Bd. 1901. p. 591.*

Galton, F. *A theory of heredity. The contemporary review. Vol. XXVII. 1876.*

Galton F. *Hereditary Genius, an inquiry into its laws and consequences. London 1869.*

Galton F. *A diagramm of heredity. Nature. Vol. LVII. p. 293. 1898.*

Goette, A. *Ueber Vererbung und Anpassung. Strassburg 1898.*

Goette A. *Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.*

Haacke, W. *Gestaltung und Vererbung. Leipzig 1893.*

Haacke, W. *Lehrbuch der Entwicklungsmechanik. 1899.*

Haeckel, E. *Die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenzeugung der Lebenstheilchen. Berlin 1876.*

Haeckel, E. *Generelle Morphologie der Organismen. Berlin 1866.*

Häcker, V. *Praxis- und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899.*

Hallez, P. *Pourquoi nous ressemblons à nos parents. Mem. Soc. Sc. Lille. (4). T. 15. 1886.*

Hartog, Marc. M. *Grundzüge der Vererbungstheorie. Biol. Centr.-Bl. 18. Bd. 1898.*

Hatschek, B. *Lehrbuch der Zoologie. Jena 1888.*

Hensen, V. *Die Grundlagen der Vererbung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis. Landwirthschaftl. Jahrbücher. Bd. 14. 1885.*

Herbst, C. *Formative Reize in der thierischen Ontogenese. Leipzig 1901.*

Herbst, C. *Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. I. Th. Biol. Centr.-Bl. 14. Bd. 1894 u. II. Th. Biol. Centr.-Bl. 15. Bd. 1895.*

Hering, E. *Das Gedächtniss als eine allgemeine Function der organisirten Materie. 1870. Vortrag in der Wiener Academie. Almanach K. Acad. d. Wiss. 20. Jahrg. Wien 1870.*

Hertwig, O. *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 18. Bd.*

Hertwig, O. *Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. 36. Bd. 1890.*

Hertwig, O. *Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikr. Anat. 39. Bd. 1892.*

Hertwig, O. *Aeltere und neuere Entwicklungstheorien. Vortrag. Berlin 1892.*

Hertwig, O. *Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Arch. f. mikr. Anat. 42. Bd. 1893.*

Hertwig, O. *Zeit- und Streitfragen der Biologie. Heft I. Präformation oder Epigenese. Jena 1894. Heft II. Mechanik und Biologie. 1897.*

Hertwig, O. *Die Zelle und die Gewebe. I. Buch. Jena 1892. II. Buch 1898.*

Jäger, G. *Lehrbuch der allgemeinen Zoologie. Leipzig 1878. II. Abth.*

Kassowitz, M. *Allgemeine Biologie. Wien 1899.*

Kerschner, L. *Keimzelle und Keimblatt. Zeitschr. f. wiss. Zool. 45. Bd. 1887.*

Leche, W. *Ein Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Centr.-Bl. 22. Bd. 1902.*

Linden, M. Gräfin v. *Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. (Ref. über Standfuss). Biol. Centr.-Bl. 22. Bd. 1902.*

Loeb, J. *Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. II. Organbildung und Wachsthum. Würzburg 1892. pag. 24 u. ff.*

Loeb, J. *Assimilation and Heredity. The Monist. Vol. VIII. 1898.*

Mehnert. *Biomechanik erschlossen aus dem Princip der Organogenese. Jena 1898, sowie dessen Referate in G. Schwalbe's Jahresber. d. Anat. u. Entw.-Gesch.*

Müller, Joseph. *Ueber Gamophogie. Ein Versuch zum weiteren Ausbau der Theorie der Befruchtung und Vererbung. Stuttgart 1892.*

Nägeli, C. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München 1884.*

Nussbaum, M. *Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikr. Anat. 18. Bd. 1880.*

Nussbaum, M. *Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Vererbung. Arch. f. mikr. Anat. 41. Bd. 1893.*

Orschansky, J. *Ueber die Erblichkeit. Biol. Centr.-Bl. 18. Bd. 1898.*

Orth, J. *Die Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften. Festschr. f. A. v. Kölliker. Leipzig 1887.*

Ortmann, Arn. E. *Ueber Keimvariation. Biol. Centr.-Bl. 18. Bd. 1898.*

Osborn, H. F. *Alte und neue Probleme der Phylogenese. Merkel-Bonnet's Ergebnisse 1894.*

Rabl, C. *Ueber die Grundbedingungen des Fortschrittes in der organischen Natur. Almanach K. Acad. Wiss. Wien. 1900. 50. Jahrg.*

Rauber, A. *Die Regeneration der Krystalle. Leipzig 1895.*

Rauber, A. *Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren. Morph. Jahrb. 6. Bd. 1880.*

Ribbert, H. *Ueber Vererbung. Marburg 1902.*

Rohde, Fr. *Ueber den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Entstehung und Vererbung individueller Eigenschaften und Krankheiten. Jena 1895.*

Roux, W. *Der züchtende Kampf der Theile oder die Theilauslese im Organismus. Ein Beitrag zur Vervollständigung der mech. Zweckmässigkeitslehre. Leipzig 1881. Ges. Abh. 1. Bd. Nr. 4.*

Roux, W. *Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Leipzig 1883. Ges. Abh. 2. Bd. Nr. 17.*

Roux, W. *Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch die Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen. Virchow's Arch. Bd. 114. 1888. Ges. Abh. 2. Bd. Nr. 22.*

Roux, W. *Ueber das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eis. Verh. Anat. Ges. Wien 1892. Ges. Abh. 2. Bd. Nr. 26.*

Roux, W. *Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. Anat. Hefte. Merkel-Bonnet. 1893. Ges. Abh. 2. Bd. Nr. 27.*

Roux, W. *Entwicklungsmechanik. Merkel-Bonnet's Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch. 2. Bd. 1893.*

Roth. *Die Thatsachen der Vererbung. Berlin 1885.*

Sachs, J. *Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arb. d. bot. Instituts in Würzburg. 2. Bd. Leipzig 1882. S. 452 ff. u. S. 689 u. ff.*

Schäfer, R. *Die Vererbung. Ein Capitel aus einer zukünftigen psycho-physiologischen Einleitung in die Pädagogik. Berlin 1898.*

Sedgwick-Minot, Ch. *Ueber die Vererbung und Verjüngung. Biol. Centr.-Bl. 15. Bd. 1895.*

Spencer, H. *Principien der Biologie. 1. Bd. (übersetzt von Vetter). Stuttgart 1876.*

Spencer, H. *Die Factoren der organischen Entwicklung. Kosmos 1886.*

Standfuss, M. *Handbuch der paläarktischen Grossschmetterlinge für Forscher und Sammler. Referat im Biol. Centr.-Bl. 16. Bd. 1896. p. 524.*

Thomson. *The history and theory of heredity. Proceed. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XVI. 1888—1889.*

Verworn, Max. *Allgemeine Physiologie. Jena 1895.*

Vries, H. De. *Intracelluläre Pangenesis. Jena 1889.*

Vries, H. De. *L'Unité dans la Variation. Considérations sur l'hérédité. Revue de l'Université de Bruxelles. 3. Ann. 1897—1898.*

Waldeyer, W. *Befruchtung und Vererbung. Naturwiss. Rundschau. 13. Bd. 1898. Verh. Ges. d. Naturforscher u. Aerzte. 69. Vers. zu Braunschweig 1898.*

Weismann, A. *Aufsätze über Vererbung. Jena 1892.*

Weismann, A. *Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.*

Weismann, A. *Die Allmacht der Naturzüchtung, eine Erwiderung an Herbert Spencer. Jena 1893.*

Weismann, A. *Neue Gedanken zur Vererbungsfrage. Jena 1895.*

Weismann, A. *Aeussere Einflüsse als Entwicklungsreize. Jena 1894.*

Weismann, A. *Ueber Germinalselection, eine Quelle bestimmt gerichteter Variation. 1896.*

Weismann, A. *Thatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration. Anat. Anz. Bd. 15. 1899.*

Weismann, A. *Vorträge über Descendenztheorie. Jena 1902.*

Whitman, C. O. *Evolution and Epigenesis. Boston 1895.*

Wiesner, Jul. *Die Elementarstructur und das Wachsthum der lebenden Substanz. Wien 1892.*

Wilson, E. B. *The cell in development and inheritance. Sec. Edit. London 1900.*

Zehnder, L. *Die Entstehung des Lebens aus mechanischen Grundlagen entwickelt. Tübingen 1900.*

Ziegler, E. *Können erworbene pathologische Eigenschaften vererbt werden, und wie entstehen erbliche Krankheiten und Missbildungen? Beitr. zur path. Anat. u. Phys. Bd. 1. 1886.*

Ziegler, H. E *Zool. Centralblatt 1900. Nr. 12 u. 13. p. 478. Referat über Sommer-Max die Brown-Séquard'sche Meerschweinchenepilepsie und ihre erbliche Uebertragung auf die Nachkommen. Diss. Jena 1900.*

Litteratur zum Capitel VI.

Bezüglich der Litteraturnachweise sei ausserdem auf die Verzeichnisse am Schluss der Capitel IV u. V verwiesen.

Die mit * bezeichneten Arbeiten waren uns nicht zugänglich.

Agassiz, A. and Whitman, C. O. *The preembryonic stages of Osscous Fishes I. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Boston. Vol. XIV. 1889.*

Andrews, E. A. *Activities of polar bodies of Cerebratulus. Arch. f. Entw. Mech. 6. Bd. 1898.*

Andrews, E. A. *Filose activity in Metazoan eggs. Zool. Bull. Vol. II. 1899.*

Andrews, G. F. *Some spinning activities of Protoplasm in Starfish and Sea-Urchin eggs. Journ. Morph. Vol. XII. 1897.*

* **Apathy, S.** *Ueber die männliche Parthenogenese. Sitz.-Ber. Med. Nat. Ges. Siebenbürgen. 24. Bd. 1899.*

* **Ariola, V.** *La natura della partenogenesi nell' Arbacia pustulosa. Atti Soc. Ligust. Sc. nat. Anno 12, III. 1902.*

Auerbach, L. *Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina vivipara. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 30. Bd. (N. F. 23. Bd.). 1896.*

Balfour, F. M. *On the phenomena accompanying the maturation and impregnation of the ovum. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XVIII, 1878.*

Balfour, F. M. *Handbuch der vergl. Embryologie. 1. Bd. Jena 1880.*

Bambeke, Ch. van. *Sur les trous vitellins etc. des Amphibiens. Bull. Acad. roy. Belg. 1870.*

Bambeke, Ch. van. *Recherches sur l'embryologie des Batraciens. Bull. Acad. roy. Belg. 1876.*

Bambeke, Ch. van. *Nouvelles recherches sur l'embryologie des Batraciens. Arch. Biol. Vol. I. 1880.*

Bataillon, E. *La segmentation parthénogénétique expérimentale chez les Amphibiens et les Poissons. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. t. 128, p. 115. 1900.*

Bataillon, E. *La pression osmotique et les grands problèmes de la Biologie. Arch. f. Entw. Mech. 11. Bd. 1901.*

Beard, J. *The determination of sex in animal development. Anat. Anz. 20. Bd. 1902.*

Beard, J. *The germ-cells of Pristiurus. Anat. Anz. 21. Bd. 1902.*

Beard, J. *The numeric law of the germ-cells. Anat. Anz. 21. Bd. 1902.*

Beard, J. *Heredity and the epicycle of the germ-cells. Biol. Centr.-Bl. 22. Bd. 1902.*

Behrens, G. *Ueber Reifung und Befruchtung des Forelleneis. Anat. Hefte. 10. Bd. 1898.*

Belajeff, W. *Ueber die Reductionstheilung des Pflanzenkerns. Ber. Bot. Ges. 16. Bd. 1898.*

Beneden, E. van. *Recherches sur la composition et la signification de l'œuf. Mém. cour. Acad. roy. Belg. 1870.*

Beneden, E. van. *La maturation de l'œuf etc. des mammifères. Bull. Acad. roy. Belgique. 2e sér. t. 40. 1875.*

Beneden, E. van. *Contribution à l'histoire de la vésicule germinative etc. Bull. Acad. roy. Belg. 2e sér. t. 41. 1876.*

Beneden, E. van. *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation etc. Arch. Biol. T. IV. 1883.*

Beneden, E. van, *et* **Julin, Ch.** *La spermatogénèse chez l'Asc. még. Bull. Acad. roy Belg. 3e sér. t. 7. 1884.*

Beneden, E. van, *et* **Neyt, A.** *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Asc. még. Bull. Acad. roy. Belg. 3e sér. t. 14, 1887.*

Beneden, P. J. van. *Recherches sur le développement des Aplysies. Bull. Acad. Brux. t. VII. 1840.*

Bergh, R. S. *Kritik einer modernen Hypothese von der Uebertragung erblicher Eigenschaften. Zool. Anz. 15. Bd. 1892.*

Bergh, R. S. *Vorlesungen über allg. Embryologie. Wiesbaden 1895.*

Bernstein, J. *Zur Theorie des Wachsthums und der Befruchtung. Arch. f. Entw. Mech. 7. Bd. 1898.*

Bigelow, M. A. *The early development of Lepas etc. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Boston. Vol. XL. 1902.*

Blackmann, M. W. *Notes on the spermatocytes and spermatids of Scolopendra. Bull. Univ. of Kansas. Vol. X. Nr. 2. 1902.*

Blanc, H. *Etude sur la fécondation de l'œuf de la truite. Ber. Nat. Ges. Freiburg. (Festschr. f. Weismann.) 1894.*

* **Blanc, H.** *A propos de la fécondation de l'œuf de la truite. Bibl. Anatom. T. VI. 1898.*

Blochmann, F. *Ueber die Entwicklung der Neritina fluviatilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 36. Bd. 1882.*

Blochmann, F. *Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Univ. Festschrift Heidelberg. 1886.*

Blochmann, F. *Ueber die Richtungskörper bei Insecteneiern. Biol. Centr.-Bl. 7. Bd. 1887.*

Blochmann, F. *Ueber die Richtungskörper bei Insecteneiern. Morph. Jahrb. 12. Bd. 1887.*

Blochmann, F. *Ueber die Richtungskörper bei unbefruchtet sich entwickelnden Insecteneiern. Verh. Nat. Med. Ver. Heidelberg. 4. Bd. 1888.*

Blochmann, F. *Ueber die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morph. Jahrb. 15. Bd. 1889.*

Bochenek, A. *Die Reifung und Befruchtung des Eis von Aplysia depilans. Anz. Acad. Wiss. Krakau 1899. (Die Abbildungen, auf welche der Verf. verweist, waren uns leider nicht zugänglich.)*

Böhm, A. *Ueber Reifung und Befruchtung des Eis von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat. 32. Bd. 1888.*

Böhm, A. *Die Befruchtung des Forelleneis. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München 1891.*

Bonnevie, K. *Ueber Chromatinreduction bei Nematoden. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 36. Bd. 1901.*

Born, G. *Weitere Beiträge zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anuren. Arch. f. mikr. Anat. 27. Bd. 1886.*

Born, G. *Ueber die Reifung des Amphibieneis und die Befruchtung etc. Anat. Anz. 7. Bd. 1892.*

Born, G. *Die Structur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikr. Anat. 43. Bd. 1894.*

Bouin, P., *et* **Collin, R.** *Contribution à l'étude de la division cellulaire chez les Myriapodes. Mitoses spermatogénétiques chez le Geophilus linearis. Anat. Anz. 20. Bd. 1901.*

Boveri, Th. *Ueber die Bedeutung der Richtungskörper. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München. 2. Bd. 1886.*

Boveri, Th. *Zellenstudien I und II. Jena 1887 und 1888.*

Boveri, Th. *Ueber den Antheil des Spermatozoons an der Theilung des Eis. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München. 3. Bd. 1887.*

Boveri, Th. *Ueber partielle Befruchtung. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München. 4. Bd. 1888.*

Boveri, Th. *Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München 1889.*

Boveri, Th. *Zellenstudien III. Jena 1890.*

Boveri, Th. *Befruchtung. Ergebn. Anat. u. Entw.-Gesch. 1. Bd. 1892.*

Boveri, Th. *Ueber die Befruchtung u. Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier. Arch. f. Entw. mech. 2 Bd. 1895.*

Boveri, Th. *Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleis. Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg. 29. Bd. 1895.*

Boveri, Th. *Zur Physiologie der Kern- u. Zelltheilung. Sitz.-Ber. Phys. Med. Ges. Würzburg 1897.*

Boveri, Th. *Zellenstudien. IV. Ueber die Natur der Centrosomen. Jena 1901.*

Boveri, Th. *Ueber die Polarität des Seeigeleis. Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg. 34. Bd. 1901.*

Boveri, Th. *Merogonie (Y. Delage) und Ephebogenesis (Rawitz), neue Namen für eine alte Sache. Anat. Anz. 19. Bd. 1901.*

Boveri, Th. *Die Polarität von Ovocyte. Ei und Larve des Strongylocentrotus lividus. Zool. Jahrb. Abth. Anat. u. Ont. 14. Bd. 1901.*

Boveri, Th. *Das Problem der Befruchtung. Jena 1902.*

Boveri, Th. *Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg. 35. Bd. 1902.*

Brauer, A. *Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. 42. Bd. 1892.*

Brauer, A. *Ueber das Ei von Branchipus Grubii von der Bildung bis zur Ablage. Abh. Acad. Wiss. Berlin 1892.*

Brauer, A. *Zur Kenntniss der Reifung des parthenogenet. sich entw. Eis von Artemia salina. Arch. f. mikr. Anat. 43. Bd. 1893.*

Braus, H. *Ueber Zelltheilung und Wachsthum des Tritoneis. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 29. Bd. 1895.*

Brooks, W. K. *The law of heredity. A study of the cause of variation and the origin of living organismus. Baltimore 1883.*

Brooks, W. K. *The foundations of Zoology. Columbia University Biological Series V. 1899.*

* **Bryce, Th. H.** *The heterotypical division in the maturation phases of the sexual cells. Rep. 71. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc. 1902.*

Bütschli, O. *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 25. Bd. 1875.*

Bütschli, O. *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc. Abh. Senk. Ges. Frankfurt. 10. Bd. 1876.*

Bütschli, O. *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen (Paludina, Neritina, Nephelis). Zeitschr. f. wiss. Zool. 29. Bd. 1877.*

Bütschli, O. *Gedanken über die morphologische Bedeutung der sog. Richtungskörper. Biol. Centr.-Bl. 4. Bd. 1885.*

* **Buller, A. H. R.** *The fertilization process in Echinoidea. Rep. 70. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc. 1900.*

Byrnes, E. F. *The maturation and fertilization of the egg of Limax agrestis. Journ. Morph. Vol. XVI. 1899.*

Calberla, E. *Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Zeitschr. f. wiss. Zool. 30. Bd. 1878.*

Calkins, N. G. *The spermatogenesis of Lumbricus. Journ. Morph. Vol. XI. 1895.*

Carnoy, J. B. *La vésicule germinative et les globules polaires chez l'Asc. mégalocéph. La Cellule. t. II. 1886.*

Carnoy, J. B. *La vésicule germinative et les globulus polaires chez quelques Nématodes. La Cellule. t. III. 1887.*

Carnoy *et* Lebrun. *La fécondation chez l'Ascaris mégalocéphale. La Cellule. t. XIII. 1897.*

Carnoy *et* Lebrun. *La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule. t. XII, XIV, XVI u. XVII. 1897—1900.*

Carus, L. G. *Von den äusseren Lebensbedingungen der heiss- und kaltblütigen Thiere. Entwicklungsgeschichte der Teichhornschnecke. Leipzig 1824.*

Castle, W. E. *The early embryology of Ciona intestinalis. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Boston. Vol. 27. 1896.*

* Child, C. M. *The maturation and fertilization of the egg of Arenicola marina. Transact. New York Acad. Sc. Vol. XVI. 1897. (Ref. von R. Fick. Zool. Centr.-Bl. 6 Bd. pag. 825.)*

Coe, W. R. *The maturation and fertilization of the egg of Cerebratulus. Zool. Jahrb. Abth. Anat. u. Ont. 12. Bd. 1899.*

Conklin, E. G. *The fertilization of the ovum. Biol. Lect. Mar. Biol. Lab. Woods Holl. 1894.*

Conklin, E. G. *The embryology of Crepidula. Journ. Morph. Vol. XIII. 1897.*

* Conklin, E. G. *The asters in fertilization and cleavage. Science. 1898.*

* Conklin, E. G. *The fertilization of the egg and early differentiation of the embryo. Univ. Med. Magaz. 1900. (Zool. Centr.-Bl. 8. Bd. pag. 176. Ref. von R. Fick.)*

Conklin, E. G. *The individuality of the germ nuclei during the cleavage of the egg of Crepidula. Biol. Bull. Vol. II. 1901.*

Conklin, E. G. *Centrosome and Sphere in the maturation, fertilization and cleavage of Crepidula. Anat. Anz. 19. Bd. 1901.*

Crampton, H. E. *Observations upon fertilization in Gastropods. Zool. Anz. 20. Bd. pag. 63. 1897.*

Crampton, H. E. *On the fertilization of the egg of Molgula (citirt von Lillie. Journ. of Morph. Vol. XVII, p. 250. 1901).*

Cuénot, L. *Sur la détermination du sexe chez les animaux. Bull. Sc. France Belg. T. 32. 1899.*

Cunningham, J. T. *Unisexual Inheritance. Biol. Centr.-Bl. 22. Bd. 1902.*

Curtis, W. C. *Is there any distinction between sexual reproduction and asexual reproduction? Science N. S. Vol. 12. 1900.*

Czermak, N. *Die Mitochondrien des Forelleneis. Anat. Anz. 20. Bd. 1902.*

Dantek, F. Le. *Sexe et dissymétrie moléculaire. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 126. 1898.*

Dantek, F. Le. *Evolution individuelle et hérédité. Théorie de la variation quantitative. Paris. 1898.*

Dantek, F. Le. *L'hérédité du sexe. Trav. Stat. Zool. Wimereux. T. 7. 1899.*

Dantek, F. Le. *Centrosome et fécondation. Compt. rend. Acad. Soc. Paris. T. 128. 1899.*

Dantek, F. Le. *La loi sexuelle du plus petit coefficient. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. t. 128. 1899.*

Darwin, Ch. *Die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich (übersetzt von V. Carus). Leipzig 1876.*

Delage, Yves. *La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité etc. Paris. 1895.*

Delage, Yves. *Embryons sans noyau maternel. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. t. 127. 1898.*

Delage, Yves. *Etudes sur la mérogonie. Arch. Zool. exp. gén. 3e sér. t. 7. 1899.*

Delage, Yves. *Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique et sur une théorie nouvelle de la fécondation normale. Arch. Zool. exp gén. 3e sér. t. 7. 1899.*

Delage, Yves. *Sur la maturation cytoplasmatique et sur le déterminisme de la parthénogenèse expérimentale. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 133. 1901.*

Delage, Yves. *Etudes expérimentales sur la maturation cytoplasmique et sur la parthénogenèse artificielle chez les echinodermes. Arch. Zool. exp. gén. 3e sér. t. 9. 1901.*

Delage, Yves. *Noms nouveaux pour des choses anciennes. Arch. Zool. exp. gén. 3e sér. Vol. 9. 1901.*

Delage, Yves. *Les théories de la fécondation. V. Internat. Zool. Congress, Berlin, und in Revue générale des Sciences, Paris. Année XII, Nr. 19, 1901.*

Delage, Yves. *et* Delage, M. *Sur les relations entre la constitution chimique des produits sexuels et celle des solutions capables de déterminer la parthénogenèse. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. t. 131. 1900.*

Dickel, F. *Meine Ansichten über die Freiburger Untersuchungsergebnisse von Bieneneiern etc. Anat. Anz. 19. Bd. 1901.*

Dickel, F. *Ueber Petrunkewitsch's Untersuchungen von Bieneneiern. Zool. Anz. 25. Bd. 1901.*

Dickel, F. *Ueber die Entwicklungsweise der Honigbiene. Zool. Anz. 25. Bd. 1901.*

Doflein, F. *Karyokinese des Spermakerns. Arch. f. mikr. Anat. 50. Bd. 1898.*

Dungern, Fr. v. *Die Ursachen der Specietät bei der Befruchtung. Centr.-Bl. f. Phys. 15. Bd. 1901.*

Ebner, V. v. *Ueber die Theilung der Spermatocyten bei den Säugethieren. Sitz.-Ber. K. Acad. Wien. Math. Nat. Cl. 108. Bd. 1899.*

Eisen, G. *Preliminary account of spermatogenesis of Batrachoseps attenuatus. Biol. Bull. Vol. 1. No. 2. 1900.*

Eisen, G. *The spermatogenesis of Batrachoseps. Journ. Morph. Vol. XVII. 1900.*

Emery, C. *Gedanken zur Descendenz- und Vererbungstheorie. Biol. Centr.-Bl. 17. Bd. 1897.*

Erlanger, R. v. *Zur Befruchtung des Eis von Ascaris etc. Zool. Anz. 19. Bd. 1896.*

Erlanger, R. v. *Beob. über die Befruchtung und die ersten zwei Theilungen an den lebenden Eiern kleiner Nematoden. Biol. Centr.-Bl. 17. Bd. 1897.*

Erlanger, R. v. *Ueber die Chromatinreduction in der Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen. Zool. Centr.-Bl. 4. Bd. 1897.*

Erlanger, R. v. *Zur Kenntniss der Zell- und Kerntheilung II. Ueber die Befruchtung und erste Theilung des Seeigeleis. Biol. Centr.-Bl. 18. Bd. 1898.*

Erlanger, R. v., *u.* Lauterborn, R. *Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge im parthenogenet. u. befrucht. Räderthierei. Zool. Anz. 20. Bd. 1897.*

Farmer, J. B. *and* Moore, J. E. S. *On the essential similarities existing between the heterotype nuclear division in animals and plants. Anat. Anz. 11. Bd. 1896.*

Farmer, J. B. *On the present positions of some cell problems. Nature Vol. 58. 1898.*

Fick, R. *Die Reifung und Befruchtung des Axolotl-Eis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 56. Bd. 1893.*

Fick, R. *Ueber die Eireifung bei Amphibien. Verh. Anat. Ges. Tübingen. 1899.*

Fick, R. *Eireifung und Befruchtung, im Jahresbericht f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte bis 5. Bd. 1899.*

Fischer, E. *Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Zeitschr. f. Entomol 6. Bd. 1901.*

Flemming, W. *Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. 29. Bd. 1887.*

Flemming, W. *Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatosomen bei Salam. macul. Arch. f. mikr. Anat. 31. Bd. 1888.*

Flemming, W. *Zusammenfassende Berichte über Zelle und Zelltheilung, in Merkel-Bonnet's Ergebn. Anat u. Entw.-Gesch. 1.—6. Bd. 1891—1896.*

Fol, H. *Etude sur le développement des Mollusques Ptéropodes. Arch. Zool. exp. gén. T. IV. 1875.*

Fol, H. *Rech. sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève. t. 25. 1879.*

Fol, H. *Le quadrille des Centres etc. Arch. Sc. Phys. Genève t. 25, 1891 u. Anat. Anz. 6. Bd. 1891.*

Foot, K. *Maturation and fertilization in Allolobophora foetida. Journ. Morph. Vol. IX. 1894.*

Foot, K. *The origin of the cleavage centrosomes. Journ. Morph. Vol. XII. 1897.*

Foot, K., u. Strobell, E. C. *Photographs of the egg of Allolobophora. Journ. Morph. Vol. XVI. 1900 u. Vol. XVII, 1901.*

Francotte, P. *Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades. Arch. Zool. exp. gén. 3e sér. T. VI und in Mém. cour. des Sav. étrang. Acad. roy. Belg. T. 55. 1898.*

Fürst, E. *Ueber Centrosomen bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. 52. Bd. 1898.*

Gardiner, E. G. *The growth of the ovum, formation of the polar bodies and the fertilization in Polychoerus caudatus. Journ. Morph. Vol. XV. 1898.*

Garnault, P. *Sur les phénomènes de la fécondation chez Helix et Arion. Zool. Anz. 11. u. 12. Bd. 1888 u. 1889.*

Gathy, E. *Contributions à l'étude du développement de l'œuf et de la fécondation chez les Annelides (Tubifex et Clepsine). La Cellule t. XVII, 1900.*

Gemmil, J. F. *On the vitality of the ova and spermatozoa of certain animals. Journ. Anat. Phys. Vol. 34. 1900.*

Gérard, O. *L'ovocyte de premier ordre du Prostheceraeus vittatus. La Cellule t. XVIII. 1901.*

Giard, M. A. *L'œuf et les débuts de l'évolution. Bull. Sc. France Belg. t. VIII. 1876.*

Giard, A. *Sur la signification morphologique des globules polaires. Revue Scient. T. XX. 1877.*

Giard, M. A. *Sur la signification des globules polaires. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. 9e sér. t. I. 1889.*

Giard, M. A. *Sur la signification des globules polaires. Bull. Sc. France Belg. T. XX. 1889.*

Giard, M. A. *Sur les globules polaires et les homologues de ces éléments chez les infusoires ciliés. Bull. Sc. France Belg. t. XXII. 1890.*

Giard, M. A. *Sur le développement parthénogénétique de la Mikrogamète des Mètazoaires. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. t. 51. 1899.*

Giard, M. A. *Les idées de Hans Driesch sur les globules polaires Compt. rend. Soc. Biol. T. 52. Paris 1900.*

Giard, M. A. *Parthénogénèse de la Makrogamète et de la Mikrogamète des organismes pluricellulaires. Cinqu. Soc. Biol. Paris. Vol. jub. 1900. (Zool. Centr.-VII. p. 381.)*

Giard, M. A. *A propos de la parthénogénèse artificielle des œufs d'Echinodermes. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. T. 52. 1900.*

Giard, M. A. *Développement des œufs d'Echinodermes sous l'influence d'actions kinétiques anormales. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. t. 52. 1900.*

Giard, M. A. *Sur la Pseudogamie osmotique (Tonogamie). Compt. rend. Soc. Biol. Paris. t. 53. 1901.*

Giard, A. *Pour l'histoire de la mérogonie. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. T. 53. 1901.*

Giardina, A. *Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Internat. Monatschr. f. Anat. u. Phys. 18. Bd. 1901.*

Giardina, A. *Sui primi stadi dell' oogenesi e principalemente sulle fasi di sinapsi. Anat. Anz. 21. Bd. 1902.*

Goette, A. *Ueber Vererbung u. Anpassung. Rectoratsrede. Strassburg 1898.*

Goldschmidt, R. *Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung u. Zelltheilung bei Polystomum integerrimum. Zeitschr. f. wiss. Zool. 71. Bd. 1902.*

Golski, S. *Reifung und Befruchtung des Eis von Ciona intestinalis. Anz. Acad. Wiss. Krakau 1899. (Die Abbildungen. auf welche der Verf. verweist, waren uns nicht zugänglich.)*

Greeff, R. *Ueber Parthenogenesis bei Seesternen. Sitz.-Ber. Nat. Ges. Marburg. Nr. 5. 1876.*

* **Greeley, A. W.** *La parthénogenèse thermique. Revue Scient. T. 17. 1902.*

Griffin, B. B. *Studies on the maturation, fertilization and cleavage of Thalassema and Zirphaea. Journ. Morph. Vol. XV. 1899.*

Grobben, C. *Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris etc. Arb. Zool. Inst. Wien. 2. Bd. 1879.*

Guignard, L. *Nouvelles études sur la fécondation. Ann. Sc. Nat. Vol. XIV. 1891.*

Guignard, L. *Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le Najas major. Arch. de l'Anat. micr. T. II. 1899.*

Guignard, L. *Sur les Anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 128, p. 864. 1899.*

* **Guignard, L.** *La double fécondation chez les Renonculacées. La double fécondation dans le Najas major. Journ. de Botanique. 1901.*

Guignard, L. *L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. Ann. Sc. nat. 8e sér. Botanique. T. XI. 1900.*

Häcker, V. *Die Furchung des Eis von Aequorea. Arch. f. mikr. Anat. 40. Bd. 1892.*

Häcker, V. *Die heterotypische Theilung im Cyclus der generativen Zellen. Ber. Nat. Ges. Freiburg. 6. Bd. 1892.*

Häcker, V. *Die Eibildung bei Cyclops u. Canthocamptus. Zool. Jahrb. 5. Bd. 1892.*

Häcker, V. *Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen (Keimbläschen, Vierergruppen). Arch. f. mikr. Anat. 41. Bd. 1893.*

Häcker, V. *Die Vorstadien der Eireifung. Arch. f. mikr. Anat. 45. Bd. 1895.*

Häcker, V. *Ueber die Selbstständigkeit der väterl. und mütterl. Kernsubstanz während der Embryonalentwicklung von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat. 46. Bd. 1895.*

Häcker, V. *Die Keimbahnen von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat. 49. Bd. 1897.*

Häcker, V. *Ueber vorbereitende Theilungsvorgänge bei Thieren und Pflanzen. Verh. d. Zool. Ges. VIII. 1898.*

Häcker, V. *Die Reifungserscheinungen. Ergebn. Anat. u. Entw.-Gesch. 8. Bd. 1898.*

Häcker, V. *Praxis und Theorie der Zellen- u. Befruchtungslehre. Jena 1899.*

Häcker, V. *Ueber die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. Anat. Anz. 20. Bd. 1902.*

Häcker, V. *Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernantheile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 37. Bd. 1902.*

Halkin, H. *Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du Polystomum integerrimum. Arch. Biol. T. XVIII. 1901.*

Hartmann, M. *Studien am thierischen Ei I. Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis. Zool. Jahrb. Anatom. Abth. 15. Bd. 1902.*

Hartog, M. M. *Grundzüge der Vererbungstheorie. Biol. Centr.-Bl. 18. Bd. 1898.*

Hartog, M. M. *Nuclear reduction and the function of Chromatin. Nat. Sc. London. Vol. 13 und Biol. Centr.-Bl. 18. Bd. 1898.*

Hatschek, B. *Ueber die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung. Prager Med. Wochensch. 1887.*

Heider, K. *Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus. Jena 1889.*

Henking, H. *Ueber die Bildung von Richtungskörpern in den Eiern der Insecten und deren Schicksal. Nachr. Kgl. Ges. Wiss. Göttingen 1888.*

Henking, H. *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten. I Pieris, II. Pyrrhocoris (Spermatogenese u. Oogenese). Zeitschr. f. wiss. Zool. 49. u. 51. Bd. 1890 u. 1891.*

Henking, H. *Untersuchungen über die erste Entwickl. etc. III. Specielles und Allgemeines (Agelastica, Pyrrhocoris, Lasius, Tenebrio etc.). Zeitschr. f. wiss. Zool. 54. Bd. 1892*

Henneguy, F. *Leçons sur la cellule. Paris 1896.*

Henneguy, F. *Essai de parthénogenèse expérimentale sur les œufs de Grenouille. Compt. rend. Soc. Biol. Paris. T. 53. 1901.*

Henneguy, F. *Sur la formation de l'œuf, la maturation et la fécondation de l'oocyte chez le Distomum hepaticum. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 134, p. 1235. 1902.*

Hensen V. *Die Grundlagen der Vererbung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis. Landwirthschaftl. Jahrbuch 1885.*

Herbst, C. *Ueber die künstliche Hervorrufung von Dottermembranen etc. Biol. Centr.-Bl. 13. Bd. 1893.*

Herbst, C. *Ueber die zur Entwicklung der Seeigellarven nothwendigen unorganischen Stoffe, ihre Rolle u. Vertretbarkeit. II. Theil. Arch. f. Entw. Mech. XI. Bd. 1901.*

Herfort, K. *Der Reifungsprocess von Petromyzon flur. Anat. Anz. 8. Bd. 1893.*

Herfort, K. *Die Conjugation der Vorkerne und die erste Furchungsspindel im Ei von Petromyzon fluviatilis. Anat. Anz. 16. Bd. 1899.*

Herfort, K. *Die Reifung und Befruchtung des Eis von Petromyzon fluv. Arch. f. mikr. Anat. 57. Bd. 1900.*

Herla, V. *Etude des variations de la mitose chez l'Ascaride még. Arch. Biol. t. XIII. 1895.*

Herrera, A. *La fécondation par attractions moléculaires. Bull. Soc. Zool. France. Vol. 22. 1898.*

Hertwig, O. *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eis. Morph. Jahrb. 1.—4. Bd. 1875—78.*

Hertwig, O. *Das Problem der Befruchtung etc. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 18. Bd. 1884.*

Hertwig, O. *Vergleich der Ei- u. Samenbildung bei Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. 36. Bd. 1890.*

Hertwig, O. *Experimentelle Studien am thier. Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jena 1890.*

Hertwig, O. *Die Zelle und die Gewebe. I. Theil. Jena 1892. II. Theil 1898.*

Hertwig, O. *u.* **R.** *Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eis unter dem Einfluss äusserer Agention. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 20. Bd. 1887.*

Hertwig, R. *Ueber Kernstructur und ihre Bedeutung für die Zelltheilung und Befruchtung. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München. 4. Bd. 1888.*

Hertwig, R. *Ueber die Gleichwerthigkeit der Geschlechtskerne bei den Seeigeln. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München. 4. Bd. 1888.*

Hertwig, R. *Ueber die Conjugation der Infusorien. Abh. Bayr. Acad. München. II. Cl. 17. Bd. 1889.*

Hertwig, R. *Ueber Befruchtung und Conjugation. Verh. D. Zool. Ges. Berlin 1892.*

Hertwig, R. *Ueber Centrosoma und Centralspindel. Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. München 1895.*

Hertwig, R. *Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleis. Festschr. f. C. Gegenbauer. Leipzig 1896.*

Hertwig, R. *Ueber Kerntheilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von Actinosphaerium Eichhorni. Abh. Acad. München. II. Cl. 19. Bd. III. 1898.*

Hertwig, R. *Was veranlasst die Befruchtung der Protozoen? Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. 15. Bd. München 1899.*

Hertwig, R. *Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys. 15. Bd. München. 1899.*

Hertwig, R. *Ueber Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz.-Ber. Math. Phys. Cl. Bayr. Acad. Wiss. 32. Bd. 1902.*

Hill, M. D. *Notes on the fecundation of the egg of Sphaerechinus granularis and on the maturation and fertilization of the egg of Phallusia mammillata. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 38. 1896.*

Holl, M. *Ueber die Reifung der Eizelle des Huhns. Sitz.-Ber. Math. Nat. Cl. Acad. Wiss. Wien. 99. Bd. 1890.*

Holl, M. *Ueber die Reifung der Eizelle bei den Säugethieren. Sitz.-Ber. Math. Nat. Cl. Acad. Wiss. Wien. 102. Bd. Abth. III. 1893.*

Janssens, F. A. *Rapprochements entre les cinèses polliniques et les cinèses sexuelles dans le testicule des Tritons. Anat. Anz. 17. Bd. 1900.*

Janssens, F. A. *La spermatogénèse chez les Tritons. La Cellule. T. 19, I. 1902.*

Janssens, F. A. *Die Spermatogenese bei den Tritonen nebst einigen Bemerkungen über die Analogie zwischen chemischer u. physikalischer Thätigkeit der Zelle. Anat. Anz. 21. Bd. 1902.*

Jennings, H. S. *The early development of Asplanchna Herricki. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Boston. Vol. 30. 1896.*

Ishikawa, C. *Spermatogenesis, orogenesis and fertilization in Diaptomus. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo. Vol. V. 1891.*

Ishikawa, C. *Studies on reproductive elements. Die Entw. der Pollenkörner von Allium fist. Journ. Coll. Sc. Imp. Univ. Tokyo. Vol. X. 1897.*

Juel, H. O. *Beiträge zur Kenntniss der Tetradentheilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 35. Bd. 1900.*

Juel, H. O. *Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. Kgl. Svenska Vetenskaps Akad. Handl. 33. Bd. Nr. 5. 1900.*

Julin. Ch. *Ovogénèse, spermatogénèse et fécondation chez Styelopsis etc. Bull. Sc. France Belg. T. 25. 1893.*

Iwanzoff, N. *Ueber die physiologische Bedeutung des Processes der Eireifung, Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. T. 11. 1897(98).*

King, Helen D. *The maturation and fertilization of the egg of Bufo lentiginosus. Journ. Morph. Vol. XVII. 1901.*

King, Helen D. *Preliminary note on the formation of the first polar spindle in the egg of Bufo lentiginosus. Anat. Anz. 21. Bd. 1902.*

Kingsbury, B. F. *The reducing divisions in the spermatogenesis of Desmognathus fusca. Zool. Bull. Vol II. 1900.*

Kingsbury, B. F. *The spermatogenesis of Desmognathus fusca. The Americ. Journ. of Anatomy. Vol. 1. 1902. (Die ausführliche Arbeit zu der vorläufigen Mittheilung war uns noch nicht zugänglich.)*

Klinckowström, A. v. *Beiträge zur Kenntniss der Eireifung und Befruchtung bei Prostheceraeus. Arch. f. mikr. Anat. 48. Bd. 1897.*

Kölliker, A. *Die Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung. Zeitschr. f. wiss. Zool. 42. Bd 1885.*

Kofoid, C. A. *On the development of Limax. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Boston. Vol. 27. 1895.*

Kohlbrugge, J. H. F. *Die Entwicklung des Eis vom Primordialstadium bis zur Befruchtung. Arch. f. mikr. Anat. 58. Bd. 1901.*

Korschelt, E. *Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 60. Bd. 1895.*

Kostanecki, K. v. *Untersuchungen an befruchteten Echinodermeneiern. Krakau (Akademieschriften. Bd. 32.) 1895.*

Kostanecki, K. v. *Ueber die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose u. ihr Verhältniss zur Theilung des Zellleibs. Arch. f. mikr. Anat. 49. Bd. 1897.*

Kostanecki, K. v. *Die Befruchtung des Eis von Myzostoma glabrum. Arch. f. mikr. Anat. 51. Bd. 1898.*

Kostanecki, K. v. *Ueber die Reifung und Befruchtung des Eis von Cerebratulus marginatus. Bull. Acad. Sc. Krakau. Cc. math. nat. 1902.*

Kostanecki, K. v. *Ueber abnorme Richtungskörpermitosen in befruchteten Eiern von Cerebratulus marginatus. Bull. Acad. Sc. Krakau. 1902.*

Kostanecki, K. v. *Ueber künstliche Befruchtung und künstliche parthenogenetische Furchung bei Mactra. Bull. Acad. Sc. Krakau. 1902.*

Kostanecki, K. v., *u.* **Wierzejski, A.** *Ueber das Verhalten der achromatischen Substanzen im befruchteten Ei (Physa). Arch. f. mikr. Anat. 47. Bd. 1896.*

Kulagin, N. *Ueber die Frage der geschlechtlichen Vermehrung bei den Thieren. Zool. Anz. 21. Bd. 1898.*

Kultschitzky, N. *Ueber die Eireifung und die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris marginata. Arch. f. mikr. Anat. 32. Bd. 1888.*

Kupffer, C. v. *Ueber die active Betheiligung des Dotters am Befruchtungsact bei Bufo. Sitz.-Ber. Acad. Wiss. München. 12. Bd. 1882.*

Kupffer, C. v. *Die Befruchtung des Forelleneis. Bayr. Fisch.-Ztg. 1886.*

Kupffer, C. v., u. Benecke, C. *Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen. Königsberg 1878.*

Lameere, A. *A propos de la maturation de l'œuf parthénogénétique. Bruxelles 1890.*

Lameere, A. *Recherches sur la réduction karyogamique. Bruxelles 1890.*

Lebrun, H. *La vésicule germinative et les globules polaires chez les Anoures. Les cinèses sexuelles des Anoures. La Cellule. T. XIX. 1902.*

Lebrun, H. *Les cinèses sexuelles chez Diemyctilus torosus. La Cellule. T. XX, 1. 1902. (Die beiden letzteren Arbeiten wurden uns leider erst bei der Correctur zugänglich und konnten daher nicht mehr entsprechend berücksichtigt werden.)*

Leche, W. *Ein Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Centr.-Bl. 22. Bd. 1902.*

Lee, A. Bolles. *Les cinèses spermatogénétiques chez l'Hélix pomatia. La Cellule. T. XIII. 1897.*

Lenhossek, M. v. *Untersuchungen über Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. 51. Bd. 1898.*

Lenhossek, M. v. *Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1902.*

Lenssen. *Contribution à l'étude du développement et de la maturation des œufs chez l'Hydatina senta. La Cellule. T. XIV. 1898. (Zool. Anz. 21. Bd.)*

Lerat, P. *La première cinèse de maturation dans l'ovogénèse et la spermatogénèse du Cyclops strenuus. Anat. Anz. 21. Bd. 1902.*

Lillie, F. R. *Centrosome and sphaere in the egg of Unio. Zool. Bull. Vol. I. 1898.*

Lillie, F. R. *The organisation of the egg of Unio, based on a study of its maturation, fertilization and cleavage. Journ. Morph. Vol. XVII. 1901.*

Linden, M. v. *Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Centr.-Bl. 22. Bd. 1902.*

Linville, H. R. *Maturation and fertilization in Pulmonate Gastropods. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Boston. Vol. XXXV. 1900.*

Loeb, J. *On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal larvæ (Plutei) from the unfertilized eggs of the sea urchin. Amer. Journ. Phys. Vol. III. 1899.*

Loeb, J. *On the artificial production of normal larvæ from the unfertilized eggs of the sea urchin (Arbacia). Amer. Journ. Phys. Vol. III. 1900.*

Loeb, J. *Further experiments on artificial parthenogenesis. Amer. Journ. Phys. Vol. IV. 1900.*

Loeb, J. *Experiments on artificial parthenogenesis in Annelids (Chaetopterus) and the nature of the process of fertilization. Amer. Journ. Phys. Vol. IV. 1901.*

Loeb, J. *Ueber Methoden und Fehlerquellen der Versuche über künstliche Parthenogenesis. Arch. f. Entwickl.-Mech. 13. Bd. 1902.*

Loeb, J., Fischer, M., u. Neilson H. *Weitere Versuche über künstliche Parthenogenese. Arch. f. ges. Phys. 87. Bd. 1901.*

Loisel, G. *Etude sur la spermatogénèse chez le moineau domestique. Journ. Anat. Phys. Vol. 36. 1900.*

Lovén, S. *Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Mollusca acephala. Abh. Kgl. Schwed. Acad. Wiss. 1848 (im Auszug übersetzt Stockholm 1879).*

Maas, O. *Ueber Reifung und Befruchtung bei Spongien. Anat. Anz. 16. Bd. 1899.*

Mac Farland, F. M. *Celluläre Studien an Mollusken-Eiern. Zool. Jahrb. Abth. Anat. u. Ont. 10. Bd. 1897.*

Malaquin, A. *Le parasitisme évolutif des Monstrillides. Arch. Zool. exp. gén. 3e sér. Vol. IX. 1901.*

Mark, E. L. *Maturation, fecondation and segmentation of Limax campestris. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Boston. Vol. VI. 1881.*

Mathews, A. B. *Artificial parthenogenesis produced by mech. agitation. Amer. Journ. Phys. Vol. VI. 1901.*

Mathews, A. B. *The so-called cross fertilization of Asterias by Arbacia. Amer. Journ. Phys. Vol. 6. 1901.*

Maupas, E. *Contributions à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés.* Arch. Zool. exp. gén. 2e sér. T. 1. 1883.

Maupas, M. *Sur le déterminisme de la sexualité chez l'Hydatina senta.* Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 113. 1891.

Mc. Bride, E. W. *The development of Asterina gibbosa.* Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXVIII. 1896.

Mc. Clung, C. E. *A peculiar nuclear element in the male reproductive cells of insects.* Zool. Bull. Vol. II. 1899.

Mc. Clung, C. E. *The spermatocyte divisions of the Acrididae.* Bull. Univ. Kansas. Vol. IX. 1900.

Mc. Clung, C. E. *Notes on the accessory chromosome.* Anat. Anz. 20. Bd. 1901.

Mc. Gregor, J. H. *The spermatogenesis of Amphiuma.* Journ. Morph. Vol. XV. Suppl. 1899.

Mead, A. D. *Some observations on maturation and fecondation in Chaetopterus pergamentaceus.* Journ. Morph. Vol. X. 1895.

Mead, A. D. *The origine of the egg centrosomes.* Journ. Morph. Vol. XII. 1897.

Mead, A. D. *The origin and behaviour of the centrosome in the Annelid-egg.* Journ. Morph. Vol. XIV. 1898.

Mead, A. D. *The rate of cell-division and the function of the centrosome.* Biol. Lect. Woods Holl 1897.

Meisenheimer, J. *Entwicklungsgeschichte von Limax maximus.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 62. Bd. 1896.

Meisenheimer, J. *Entwicklungsgeschichte von Dreissensia polymorpha.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 69. Bd. 1900.

Meves, F. *Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa.* Arch. f. mikr. Anat. 48. Bd. 1896.

Meves, F. *Ueber die sog. wurmförmigen Samenfäden von Paludina und ihre Entwicklung.* Anat. Anz. Erg.-Heft. 19. Bd. 1901.

Meves, F. *Ueber die Frage, ob die Centrosomen Boveri's als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind.* Mitth. Aerzt. Ver. Schlesw.-Holst. 10. Jahrgang und in Verh. Anat. Ges. Halle. Anat. Anz. Erg.-Heft. 21. Bd. 1902.

Meves, F. *Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera.* Arch. f. mikr. Anat. 61. Bd. 1902.

Meyer, O. *Celluläre Untersuchungen an Nematodeneiern.* Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 29. Bd. 1895.

Michaelis, L. *Die Befruchtung des Tritoneis.* Arch. f. mikr. Anat. 48. Bd. 1897.

Minot, C. S. *Account of the recent investigations of embryologists etc.* Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 19. 1877.

Minot, C. S. *Theorie der Gonoblasten.* Biol. Centr.-Bl. 2. Bd. 1882.

Montgomery, Th. H. *The spermatogenesis up to the formation of the spermatid.* Zool. Jahrb. 12. Bd. 1898.

Montgomery, Th. H. *Chromatin reduction in the Hemiptera.* Zool. Anz. 22. Bd. 1899.

Montgomery, Th. H. *The spermatogenesis of Peripatus Balfouri up to the formation of the spermatid.* Zool. Jahrb. Abth. Anat. u. Ont. 14. Bd. 1900.

Montgomery, Th. H. *A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa.* Transact. Amer. Philos. Soc. Vol. XX. 1901.

Montgomery, Th. H. *Further studies on the chromosomes of the Hemiptera heteroptera.* Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1901.

Moore, J. E. S. *Mammalian spermatogenesis.* Anat. Anz. 8. Bd. 1893.

Moore, J. E. S. *On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of the Elasmobranchs.* Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 38. 1896.

Moore, J. E. S. *The facts of chromosome reduction versus the postulate of Weismann. Nat. Sc. London. Vol. X. 1897.*

Morgan, Th. *The fertilization of non-nucleated fragments of Echinoderm-eggs. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.*

Morgan, Th. *A study of variation in cleavage. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.*

Morgan, T. H. *The production of artificial astrosphæres. Arch. f. Entw.-Mech. 3. Bd. 1896.*

Morgan, T. H. *The action of salt-solutions on the unfertilized and fertilized eggs of Arbacia. Arch. f. Entw.-Mech. 8. Bd. 1899.*

Morgan, T. H. *Further studies in the action of salt-solutions and other agents on the eggs of Arbacia. Arch. f. Entw.-Mech. 10. Bd. 1900.*

Morgenstern, P. *Untersuchungen über die Entwicklung von Cordylophora lacustris. Zeitschr. f. wiss. Zool. 70. Bd. 1901.*

Moszkowski, M. *Zur Richtungskörperbildung von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. 59. Bd. 1902.*

Mottier, D. M. *Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen etc. Jahrb. f. wiss. Bot. 30. Bd. 1897.*

Mottier, D. M. *Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks etc. Jahrb. wiss. Bot. 31. Bd. 1897.*

Müller, F. *Zur Kenntniss des Furchungsprocesses im Schneckenei. Arch. f. Naturgesch. 14. Bd. 1848.*

Murbeck, Sv. *Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Arsskrift. Bd. 36, II. 1901.*

Nägeli, C. von. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig 1884.*

Name, W. G. van. *The maturation, fertilization and early development of the Planarians. Transact. Connecticut Acad. Vol. X. 1899.*

Nawaschin, S. *Neue Beobachtungen über Befruchtung bei Fritillaria tenella u. Lilium martagon. Sitz.-Ber. bot. Sect. russ. naturforsch. Vers. Kiew 1898.*

Nawaschin, S. *Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium martagon u. Fritillaria tenella. Bull. de l'Acad. imp. Sc. St. Petersbourg. T. IX. No. 4, 1898.*

Nichols, Louise. *The spermatogenesis of Oniscus asellus with especial reference to the history of the Chromatin. Amer. Naturalist. Vol. XXXV. 1901.*

* **Nichols, L.** *The spermatogenesis of Oniscus asellus L. with especial reference etc. Proc. Amer. Philosoph. Soc. Philadelphia p. 77—112. 8 T. Vol. XLI. 1902.*

Nicolas, A. *Contribution à l'etude de la fécondation chez l'orvet (Anguis fragilis). Compt. rend. 13e Congrès internat. de Méd. Paris 1900.*

Nicolas, A. *Recherches sur l'embryologie des Reptiles. — Contribution à l'étude de la fécondation chez l'orvet. Arch. de l'Anatomie micr. T. III. 1900.*

Nussbaum, M. *Ueber die Veränderung der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung. Arch. f. mikr. Anat. 23. Bd. 1884.*

Nussbaum, M. *Bildung und Anzahl der Richtungskörper bei Cirripedien. Zool. Anz. 12. Bd. 1889.*

Nussbaum, M. *Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta. Arch. f. mikr. Anat. 49. Bd. 1897.*

Oppel, A. *Die Befruchtung des Reptilieneis. Arch. f. mikr. Anat. 39. Bd. 1892.*

Overton, C. E. *Ueber die Reduction der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Schr. Nat. forsch. Ges. Zürich. 38. Bd. 1893.*

Paulcke, W. *Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen. (Apis mellifica.) Anat. Anz. 16. Bd. 1899.*

Paulmier, F. C. *Chromatinreduction in the Hemiptera. Anat. Anz. 14. Bd. 1898.*

Paulmier, F. C. *The spermatogenesis of Anasa tristis. Journ. Morph. Suppl. Vol. XV. 1899.*

Petrunkewitsch, A. *Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei.* Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ont. 14. Bd. 1901.

Petrunkewitsch, A. *Die Reifung der parthenogenetischen Eier von Artemia salina.* Anat. Anz. 21. Bd. 1902.

Platner, G. *Ueber die Befruchtung bei Arion empiricorum.* Arch. f. mikr. Anat. 27. Bd. 1886.

Platner, G. *Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar.* Biol. Centr.-Bl. 8. Bd. 1888—89.

Platner, G. *Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen.* Arch. f. mikr. Anat. 33. Bd. 1889.

Platner, G. *Ueber die Bedeutung der Richtungskörperchen.* Biol. Centr.-Bl. 8. Bd. 1889.

Poljakoff, P. *Biologie der Zelle. Die Reifung und Befruchtung des Eis.* Arch. f. mikr. Anat. 56. u. 57. Bd. 1901.

Prowazek, S. *Versuche mit Seeigeleiern.* Zool. Anz. 23. Bd. 1900.

Prowazek, S. *Zur Vierergruppenbildung bei der Spermatogenese.* Zool. Anz. 25. Bd. 1901.

Prowazek, S. *Spermatologische Studien I. Spermatogenese der Weinbergsschnecke.* Arb. Zool. Inst. Wien. 13. Bd. 1901.

Prowazek, S. *Ein Beitrag zur Krebsspermatogenese.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 71. Bd. 1902.

Rabl, C. *Ueber Zelltheilung.* Morph. Jahrb. 10. Bd. 1885.

Rabl, H. *Zur Kenntniss der Richtungsspindeln in degenerirenden Säugethiereiern.* Sitz.-Ber. Math. Nat. Cl. Acad. Wien. 106. Bd. 1897.

Rabl, H. *Die ersten Wachsthumsvorgänge in den Eiern von Säugethieren.* Sitz.-Ber. k. k. Acad. Wien. Math. Nat. Cl. 106. Bd. 1897.

Ransom, H. W. *Observations on the ovum of Osseous Fishes.* Philos. Transact. Vol. 157. 1868.

Rath, O. vom. *Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotalpa vulg.* Arch. f. mikr. Anat. 40. Bd. 1892.

Rath, O. vom. *Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von Salamandra maculosa.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 57. Bd. 1893.

Rath, O. vom. *Ueber die Constanz der Chromosomenzahl bei Thieren.* Biol. Centr.-Bl. 14. Bd. 1894.

Rath, O. vom. *Neue Beiträge zur Kenntniss der Chromatinreduction in der Samen- und Eireife.* Arch. f. mikr. Anat. 46. Bd. 1895.

Rathke, H. *Zur Kenntniss des Furchungsprocesses im Schneckenei.* Arch. f. Naturgesch. 14. Bd. 1848.

Rauber, A. *Personaltheil und Germinaltheil des Individuums.* Zool. Anz. 9. Bd. 1886.

Rauber, A. *Der Ueberschuss der Knabengeburten und seine biologische Bedeutung.* Leipzig 1900.

Rawitz, B. *Untersuchungen über Zelltheilung. II. Die Theilung der Hodenzellen und die Spermatogenese bei Scyllium can.* Arch. f. mikr. Anat. 53. Bd. 1898.

Rawitz, B. *Vererbung.* Propädeut. Lexicon v. J. Gad. Wien und Leipzig. 1898.

Rawitz, B. *Versuche über Ephebogenesis.* Arch. f. Entw.-Mech. 11. Bd. 1901.

Reinke, F. *Untersuchungen über Befruchtung und Furchung des Eis der Echinodermen.* Sitz.-Ber. Acad. Wiss. Berlin 1895.

Robin, C. *Mémoire sur les globules polaires de l'ovule.* Journ. Phys. (Brown-Séquard). T. V. 1862.

Robin, C. *Mémoire sur le développement embryon. des hirudinées.* Mém. Acad. Sc. de l'Institut de France. T. XL. 1876.

Roux, W. *Die Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Copulationsrichtung des Eikerns und des Spermakerns.* Arch. f. mikr. Anat. 29. Bd. 1887 und Ges. Abhandl. II. Bd. 1895.

Rückert, J. *Zur Befruchtung des Selachiereis.* Anat. Anz. 6. Bd. 1891.

Rückert, J. *Ueber die Verdoppelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereis.* Anat. Anz. 8 Bd. 1892.

Rückert, J. *Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeis bei Selachiern. Anat. Anz. 7. Bd. 1892.*

Rückert, J. *Ueber physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbelthiereiern. Anat. Anz. 7. Bd. 1892.*

Rückert, J. *Die Chromatinreduction bei der Reifung der Sexualzellen. Ergebn. Anat. u. Entw.-Gesch. 3. Bd. 1893.*

Rückert, J. *Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte. 4 Bd. 1894.*

Rückert, J. *Zur Kenntniss des Befruchtungsvorgangs. Sitz.-Ber. Math. Phys. Cl. Acad. Wiss. 25. Bd. München 1895.*

Rückert, J. *Die Befruchtung von Cyclops strenuus. Anat. Anz. 10. Bd. 1895.*

Rückert, J. *Ueber das Selbstständigbleiben der väterl. und mütterl. Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclopseis. Arch. f. mikr. Anat. 45. Bd. 1895.*

Rückert, J. *Nochmals zur Reductionsfrage. Arch. f. mikr. Anat. 47. Bd. 1896.*

Rückert, J. *Die erste Entwicklung des Eis der Elasmobranchier. Festschr. für C. v. Kupffer. Jena 1899.*

Sabaschnikoff, M. *Beiträge zur Kenntniss der Chromatinreduction in der Ovogenese von Asc. meg. Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. 1897.*

Sadones, J. *Zur Biologie (Befruchtung) der Hydatina senta. Zool. Anz. 20. Bd. 1897.*

Sala, L. *Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eis von Ascaris meg. Arch. f. mikr. Anat. 44. Bd. 1895.*

Samassa, P. *Ueber den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der beiden prim. Keimblätter. Arch. f. Entw.-Mech. 2. Bd. 1895.*

Sargant, Eth. *The formation in the sexual nuclei in Lilium martagon. Ann. Bot. Vol. XI. 1897.*

Schäfer, R. *Die Vererbung. Berlin 1898.*

Schaffner, J. H. *The division of the macrospore nucleus in Lilium. Botan. Gaz. Vol. 23, 1897.*

Schaffner, J. H. *The life history of Sagittaria, ebenda, 1897.*

Schaffner, J. H. *Karyokinesis in root-tips of Allium, ebenda, Vol. 26, 1898.*

Schaudinn, F. *Ueber die Copulation von Actinophrys sol. Sitz.-Ber. Acad. Wiss. V. p. 83. Berlin 1896.*

Schaudinn, F. *Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ont. 13. Bd. 1900.*

Schaudinn, F., *u.* **Siedlecki, M.** *Beiträge zur Kenntniss der Coccidien. Verh. d. Zool. Ges. Kiel. VII. Vos. Leipzig 1897.*

Schenk, L. *Lehrbuch der Geschlechtsbestimmung. Halle 1901.*

Schenk, L. *Meine Methoden der Geschlechtsbestimmung. Discussion und zusammengefasste Antworten. Verh. des V. Internat. Zool. Congr. Berlin 1901.*

Schimkewitsch, W. *Ueber die Entwicklung des Darmcanals bei einigen Arachnoiden. Verh. K. Naturf. Ges. St. Petersburg. 29. Bd. 1898.*

Schneider, A. *Das Ei und seine Befruchtung. Breslau 1883.*

Schockaert, R. *Nouvelles recherches sur la maturation de l'ovocyte de premier ordre de Thysanozoon Brochi. Anat. Anz. 18. Bd. 1900.*

Schockaert, R. *L'ovogénèse chez le Thysanozoon Brochi. 1e partie. La Cellule. T. XVIII. 1901. (Structurverhältnisse der Oogonien- und Oocytenkerne, Bildung der 1. Richtungsspindel)*

Schockaert, R. *L'ovogénèse chez le Thysanozoon etc. II. partie. La Cellule. T. XX. 1902. (Diese Arbeit erschien erst während der Correctur der 11. Lieferung und konnte nur noch in einem Hauptresultat p. 599 berücksichtigt werden).*

Schönfeld, H. *La spermatogénèse chez le taureau et chez le mammifères en général. Arch. Biol. T. XVIII. 1901.*

Schultze, O. *Die Reifung und Befruchtung des Amphibieneis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 45. Bd. 1887.*

Seeliger, O. *Gibt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? Arch. f. Entw.-Mech. 1. Bd. 1894.*

Siebold, C. Th. E. von. *Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig 1871.*

Silvestri, F. *Richerche sulla fecondazione di un animale a spermatozoi immobili. Richerche Lab. Aat. Roma e altri Lab. Biol. Vol. VI, 1902.*

Sinéty, R. de. *Cinèses spermatocytiques et chromosome spécial chez les Orthoptères. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. CXXXIII. 1901.*

Sinéty, R. de. *Recherches sur la Biologie et l'anatomie des Phasmes. La Cellule. T. XIX. 1902.*

Smallwood, M. *The centrosome in the maturation and fertilization of Bulla solitaria. Biol. Bull. Vol. 2. 1901.*

Sobotta, J. *Die Befruchtung und Furchung des Eis der Maus. Arch. f. mikr. Anat. 45. Bd. 1895.*

Sobotta, J. *Die Befruchtung des Wirbelthiereis. Ergebn. Anat. u. Entw.-Gesch. 5. Bd. 1896.*

Sobotta, J. *Die Reifung und Befruchtung des Eis von Amphioxus lanceolatus. Arch. f. mikr. Anat. 50. Bd. 1897.*

Sobotta, J. *Ueber die Bedeutung der mitotischen Figuren in den Eierstockseiern der Säugethiere (1. Richtungsspindel). Festschr. Phys. Med. Ges. Würzburg 1899.*

Spencer, H. *Die Principien der Biologie (übersetzt von Vetter). Stuttgart 1876.*

Steinbrück, H. *Ueber die Bastardbildung bei Strongylocentrotus lividus und Sphaerechinus granularis. Arch. f. Entw.-Mech. 14. Bd. 1902.*

Strasburger, E. *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, als Grundlage f. eine Theorie der Zeugung. Jena 1884.*

Strasburger, E. *Ueber periodische Reduction der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biol. Centr.-Bl. 14. Bd. 1894.*

Strasburger, E. *Ueber Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. 30. Bd. 1897.*

Strasburger, E. *Ueber Reductionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen etc. Jena 1900.*

Strasburger, E. *Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung" bei den Angiospermen. Botan. Zeit. 58. Jahrg. 1900.*

Stricht, O. van der. *De l'origine de la figure achromatique de l'ovule en mitose chez le Thysanozoon Brochi. Verh. Anat. Ges. Strassburg. Erg. Heft. Anat. Anz. 9. Bd. 1894.*

Stricht, O. van der. *La Maturation et la fécondation de l'œuf d'Amphioxus lanceolatus. Bull. Acad. roy. Belg. Sér 3. T. XXX. 1895 u. Arch. Biol. T. XIV. 1896.*

Stricht, O. van der. *La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'œuf de Thysanozoon. Arch. Biol. T. XV. 1898.*

Stricht, O. van der. *Etude de plusieurs anomalies intéressantes lors de la formation des globules polaires. Livre jubil. déd. à Ch. van Bambeke. Bruxelles 1899.*

Stricht, O. van der. *Etude de la sphère attractive ovulaire à l'état pathologique dans les oocytes en voie de dégénerescence. Livre jubil. déd. à Ch. van Bambeke. Bruxelles 1899.*

Stricht, O. van der. *Le spermatozoïde dans l'œuf de chauve-souris (V. noctiluca). Verh. Anat. Ges. Halle. Erg.-Heft Anat. Anz. 21. Bd. 1902.*

Stricht, O. van der (für F. d'Holländer). *Le noyau vitellin de Balbiani et les pseudochromosomes chez les Oiseaux. Verh. Anat. Ges. Halle. Erg.-Heft. Anat. Anz. 21. Bd. 1902.*

Stuhlmann, F. *Die Reifung des Arthropodeneis nach Beobachtungen an Insecten, Spinnen etc. Ber. Nat. Ges. Freiburg i. Br. 1. Bd. 1886.*

Tafani, A. *I primi momenti dello sviluppo dei mammiferi. Atti R. instituto Stud. sup. Firenze 1899 (Atti Accad. Lincei Rend. [4] Vol. V. Arch. Ital. Biol. T. 11.)*

Teichmann, E. *Ueber Furchung befruchteter Seeigeleier ohne Betheiligung des Spermakerns. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 37. Bd. 1902.*

Tichomirow, A. *Die künstliche Parthenogenese bei Insecten. Arch. f. Anat. u. Phys. Suppl.-Bd. 1886.*

Tichomirow, A. *Eigenthümlichkeiten der Entwicklung bei künstlicher Parthenogenese. Zool. Anz. 25. Bd. 1902.*

Toyama, K. *On the spermatogenesis of the silk worm. Bull. Imp. Coll. Agricult. Vol. II. 1894.*

Trinchese, S. *I primi momenti dell' evoluzione nei Molluschi. Atti R. Accad. Lincei. Ser. III. Vol. VII. Roma 1880.*

Verworn, M. *Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Arch. f. ges. Phys. (Pflüger). 51. Bd. 1891.*

Vejdovsky, F. *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen (spec. Reifung und Befruchtung von Rhynchelmis). Prag 1888—92.*

Vejdovsky, F., u. Mrázek A. *Centrosom u. Periblast. Sitz.-Ber. Acad. Wiss. Prag 1898.*

Viguier, C. *L'hermaphroditisme et la parthénogénèse chez les Echinodermes. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. Vol. 131. 2. Juli. 1900.*

Viguier, C. *La théorie de la fertilisation chimique des œufs. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 131. 1900.*

Viguier, C. *Fécondation chimique ou parthénogénèse. Ann. Sc. Nat. 8e sér. Zool. T. XII. 1901.*

Viguier, C. *Nouvelles observations sur la parthénogénèse des Oursins. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 132. 1901.*

Viguier, C. *Précautions à prendre dans l'étude de la parthénogénèse des Oursins. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 133. 1901.*

Vries, H. de. *L'unité dans la variation. Considérations sur l'hérédité. Revue univ. Bruxelles. 3e année 1898.*

Waldeyer W. *Ueber Karyokinese und ihre Beziehung zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat. 32. Bd. 1888.*

Waldeyer, W. *Befruchtung und Vererbung. Vortrag 69. Vers. d. Nat. u. Aerzte. Braunschweig 1897. (Naturwiss. Rundsch. XIII. 1898.)*

Wallace, Louise B. *The accessory chromosome in the spider. Anat. Anz. 18. Bd. 1900.*

Warneck, A. *Ueber die Bildung und Entwicklung des Embryos bei Gastropoden. Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. T. XXIII. 1850.*

Watasé, S. *Origin of the Centrosome. Biol. Lect. Woods Holl 1894.*

Webber, H. J. *Notes on the fecundation of the pollen tube apparatus of Gingko. Botan. Gazette. Vol. 24, 1897.*

Wedekind, W. *Die Parthenogenese und das Sexualgesetz. Verh. V. Intern. Zool. Congr. Berlin 1901.*

Weill, L. *Ueber die kinetische Correlation der beiden Generationszellen. Arch. f. Entw.-Mech. 11. Bd. 1901.*

Weismann, A. *Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im Insectenei. Festschr. f. Henle. Bonn 1882.*

Weismann, A. *Die Continuität des Keimplasmas. Jena 1885.*

Weismann, A. *Ueber die Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern. Zool. Anz. Bd. 1886.*

Weismann, A. *Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selectionstheorie. Jena 1886.*

Weismann, A. *Ueber die Zahl der Richtungskörper und ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.*

Weismann, A. *Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena 1891.*

Weismann, A. *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.*

Weismann, A. *Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen. Jena 1892.*

Weismann, A. *Ueber die Parthenogenese der Bienen. Anat. Anz. 18. Bd. 1900.*

Weismann, A. *Bemerkungen über die Entwicklung der Bieneneier (Dickel) Anat. Anz. 19. Bd. 1901.*

Weismann, A. *Vorträge über Descendenztheorie. 2 Bde. Jena 1902.*

Weismann, A., u. Ishikawa, C. *Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern. Ber. Nat. Ges. Freiburg. 3. Bd. 1887.*

Weismann, A., *u.* **Ishikawa, C.** *Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zool. Jahrb. 3. Bd. 1889.*

Wheeler, W. M. *The maturation, fecundation etc. of Myzostoma glabrum. Arch. Biol. T. XV. 1897 und Journ. Morph. Vol. X. 1895.*

Whitman, C. O. *The embryology of Clepsine. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XVIII. 1878.*

Whitman, C. O. *The kinetic phenomena of the egg during the maturation and fecundation. Journ. Morph. Vol. I. 1887.*

Whitman, C. O. *The seat of formative and regenerative energy. Journ. Morph. Vol. II. 1888.*

Wilcox, E. V. *Spermatogenesis of Caloptenus femur-rubrum and Cicada tibicen. Anat. Anz. 10. Bd. u. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Boston. Vol. 27. 1895.*

Wilcox, E. F. *Further studies on the spermatogenesis of Caloptenus. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Boston Vol. 29. 1896.*

Wilcox, E. V. *Longitudinal and transverse division of Chromosomes. Anat. Anz. 19. Bd. 1901.*

Wilson, E. B. *An atlas of the fertilization and karyokinesis of the ovum. New York 1895.*

Wilson, E. B. *Archoplasm, Centrosome and Chromatin in the Sea-urchin egg. Journ. of Morph. Vol. XI. 1895.*

Wilson, E. B. *Centrosome and middle-piece in the fertilization of the egg. Science Vol. V. 1897.*

Wilson, E. B. *The cell in development and inheritance. New York 1896 und II. Auflage 1900.*

Wilson, E. B. *Considerations on cell-lineage and ancestral reminiscences. Ann. New York Acad. Sc. Vol. XI. 1898. (Woods Holl Biol. Lect. 1899.)*

* **Wilson, E. B.** *The chemical fertilization of the sea urchin. Science N. S. Vol. 13. 1900.*

Wilson, E B. *Experimental studies in Cytology I. Artificial parthenogenesis in sea urchin eggs. Arch. f. Entw.-Mech. 12. Bd. 1901.*

Wilson, E. B. *Experimental studies in Cytology. II. Fertilization and cell division in etherized eggs. III. Artificial obliteration of first cleavage-furrows. Arch. f. Entw.-Mech. 13. Bd. 3. Heft. 1901.*

Wilson E. B., *and* **Mathews, A. P.** *Maturation, fertilization and polarity in the Echinoderm egg. Journ. Morph. Vol. X. 1895.*

Winiwarter, H. v. *Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères. Arch. Biol. t. XVII. 1901.*

Winiwarter, H. v. *Nachtrag zu meiner Arbeit über die Oogenese der Säugethiere. Anat. Anz. 21. Bd. 1902.*

Winkler, H. *Ueber die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extractivstoffen aus dem Sperma. Nachr. Kgl. Ges. Wiss. Göttingen 1900.*

Winkler, H. *Ueber Merogonie u. Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. 36. Bd. 1901.*

Woltereck, R. *Zur Bildung und Entwicklung des Ostracoden-Eis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 64. Bd. 1898.*

Wulfert, J. *Die Embryonalentwicklung von Gonothyraea Loreni. Zeitschr. f. wiss. Zool. 71. Bd. 1902.*

Zacharias, E. *Ueber Sexualzellen und Befruchtung. Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg 1901.*

Zacharias, O. *Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsproducte bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. 30. Bd. 1887.*

Zacharias, O. *Die Befruchtungserscheinungen am Ei von Ascaris megalocephala. Ueber Abweichungen vom Typus bei der Conjugation der Geschlechtskerne. Anat. Anz. 2. u. 3. Bd. 1887 u. 1888.*

Ziegler, H. E. *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 60. Bd. 1895.*

Ziegler, H. E. *Einige Beobachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen. Verh. d. Zool. Ges. VI. 1896.*

Ziegler, H. E. *Experimentelle Studien über die Zelltheilung. Furchung ohne Chromosomen; Zerschnürung der Seeigeleier. Arch. f. Entw.-Mech. 6. Bd. 1898.*

Zimmermann, A. *Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jena 1896.*

Zoja, R. *Sulla independenza della cromatina paterna e materna etc. Anat. Anz. 11. Bd. 1896.*

Zoja, R. *Stato attuale degli studi sulla fecondazione. Boll. scient. Pavia Ann. 18 u. 19. 1897.*

